VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

МАМОНТОВАЯ ФАУНА И СРЕДА ЕЕ ОБИТАНИЯ В АНТРОПОГЕНЕ СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ТРУДЫ ЗООЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 73

МАМОНТОВАЯ ФАУНА И СРЕДА ЕЕ ОБИТАНИЯ В АНТРОПОГЕНЕ СССР

(СБОРНИК СТАТЕЙ)

ЛЕНИНГРАД
1977

AKADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

PROCEEDINGS OF THE ZOOLOGICAL INSTITUTE
Vol. 73

THE MAMMOTH FAUNA AND ITS ENVIRONMENT IN THE ANTHROPOGENE OF THE USSR

Главный редактор
директор Зоологического института АН СССР
О. А. СКАРЛАТО

Редколлегия
А. Н.Световидов (отв. редактор), *Я. И. Старобогатов* (зам. отв. редактора),
И. С. Даревский, В. А. Заславский, И. М. Кержнер, В. А. Тряпицын, К. А. Юдин

Редактор выпуска *Н. К. Верещагин*

М $\frac{21008-009}{77}$ Без объявления © Зоологический институт АН СССР, 1977

Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР
(Сборник статей)
Утверждено к печати Зоологическим институтом Академии Наук СССР
План 1977 г.
Сдано в набор 25.VII.1977. Подписано к печати 9.XII.1977. М-46983.
Формат бумаги 70×108 1/16. Бумага № 1. Печ. л. 6 1/4+6 вкл. (3/4 печ. л.) =9,45.
Уч.-изд. л. 9,5. Заказ 1497. Тираж 800 экз. Цена 1 руб.

Типография № 2 Ленуприздата. 192104, Ленинград, Литейный пр., 55.

ЗУБНАЯ СИСТЕМА СЛОНОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ И ФИЛОГЕНЕЗЕ

В. Е. Гарутт

Зоологический институт АН СССР

Слоны Elephantinae — своеобразная, специфически организованная группа млекопитающих, имевшая широкое распространение на Земле в плиоцене—плейстоцене. Этих животных с полным основанием можно относить к классическим объектам в палеонтологии, так как на них могут решаться вопросы путей и закономерностей эволюции млекопитающих, палеогеографии, а также стратиграфии континентальных отложений. Быстрая эволюция, показательная способность к широкому расселению и адаптации к самым различным условиям среды, делают эту группу чрезвычайно важной для стратиграфических корреляций (Maglio, 1970).

Подсемейство слонов Elephantinae Gill, 1872 входит в состав семейства Elephantidae Gray, 1821, подотряд слонообразные Elephantoidea Osborn, 1921 отряд хоботные Proboscidea Illiger, 1811. Отряд хоботных включает три подотряда. Кроме слонообразных, куда относятся слоны и мастодонты, в него входят подотряды меритерии Moeritherioidea и дейнотерии Deinotherioidea.*

Современная систематика слонов построена главным образом на основе данных строения жевательных зубов, почти без учета особенностей других органов. Это объясняется прежде всего тем, что зубы слонов лучше сохраняются в ископаемом состоянии, а потому чаще попадают в руки исследователей.

1. Характеристика зубной системы слонов

Зубная система слонов характеризуется многими своеобразными чертами строения, отличаясь от таковых других групп млекопитающих.

Общий план строения зубной системы настоящих млекопитающих (Eutheria) образован в норме 44 зубами, из них 12 резцов — dentes incisivi — (I), 4 клыка — dentes canini — (C), 16 передних коренных (премоляров) — dentes premolares (P), 12 задних коренных (моляров) — dentes molares — (M). Резцы, клыки и премоляры имеют молочных предшественников: dentes incisivi decidui — (Id), dentes canini decidui — (Cd), dentes premolares decidui (Pd).**

Таким образом в каждой половине челюсти как наверху, так и внизу находятся следующие зубы:

---

* Под обобщенным термином «мастодонты» подразумеваются представители двух семейств хоботных: Mastodontidae Gray, 1821 — гребнезубые мастодонты и Gomphotheriidae Cabrera, 1929 — бугорчатозубые мастодонты.

** Молочные зубы обозначаются теми же терминами, что и постоянные с прибавлением слова decidui (deciduus — выпадающий).

молочные — Id1 Id2 Id3 Cd Pd1 Pd2 Pd3 Pd4
постоянные — I1 I2 I3 C P1 P2 P3 P4 M1 M2 M3

Это исходное для млекопитающих число зубов (44) сохраняется лишь у самых примитивных представителей класса; в более высокоорганизованных группах оно сокращается.

Зубная система хоботных Proboscidea является сильно редуцированной. Редукция происходила постепенно, в процессе эволюции отряда, и выражена сильнее всего у слонов — наиболее высокоорганизованных представителей этой группы млекопитающих.

Самым древним и архаичным из всех известных в настоящее время хоботных является меритерий Moeritherium Andrews, 1901 из позднего эоцена — раннего олигоцена Египта (Фаюм)

Зубная система меритерия имеет следующую формулу

$$I\frac{3}{2}\quad C\frac{1}{0}\quad P\frac{3}{3}\quad M\frac{3}{3}{}^{*}$$

Жевательные зубы этого животного: премоляры и моляры функционировали в ротовой полости одновременно.

Можно предполагать, что меритерий как и другие древнейшие хоботные, был обитателем влажных тропических лесов, где жил в болотах по берегам рек или озер, ведя полуводный образ жизни, питаясь мягкими, сочными листьями и корнями растений.

Конец палеогена — начало неогена характеризовался значительными изменениями физико-географических условий, которые привели к постепенному установлению более континентального климата и возникновению обширных лесостепных и степных пространств; области влажных тропических и субтропических лесов при этом значительно сократились. Под воздействием естественного отбора хоботные приспосабливались к изменяющимся условиям. Эта адаптация сказалась на зубной системе, на усовершенствовании ее строения в связи с постепенным переходом от питания мягкой, сочной растительностью к более грубому веточно-лиственному и травянистому корму.

Приспособление к новой пище приводило к изменению не только строения самих зубов (см. следующий раздел), но и механизма пережевывания. Жесткая пища требовала для своего размельчения значительно больших сжимающих усилий челюстей, поэтому процесс пережевывания начинал осуществляться преимущественно на задних зубах; наибольшие сжимащие усилия челюстей расположены ближе к суставу — точке закрепления этих рычагов.

В результате перехода хоботных к жеванию на задних зубах, передние зубы постепенно утрачивают свое функциональное значение и частично редуцируются. Редукция эта проявляется в сокращении числа резцов, исчезновении клыков, а также первого (переднего) премоляра. Кроме того, не у всех сохранившихся в онтогенезе премоляров происходит замена молочной генерации постоянной. Следствием редукции зубной системы у хоботных явилось постепенное сокращение протяженности челюстных дуг, что выразилось в укорачивании лицевого отдела черепа.

Первые признаки редукции зубного аппарата хоботных наблюдаются у бугорчатозубых мастодонтов гомфотериев — древнейших представителей подотряда Elephantoidea, впервые появляющихся в позднем эоцене или раннем олигоцене Египта. Так у фиомии Phiomia клыки редуцированы, сокращено количество резцов и премоляров:

$$I\frac{1}{1}\quad C\frac{0}{0}\quad P\frac{3}{3}\quad M\frac{3}{3}$$

---

* Цифрами обозначено количество соответствующих зубов в одной половине челюсти: числитель — верхняя челюсть, знаменатель — нижняя.

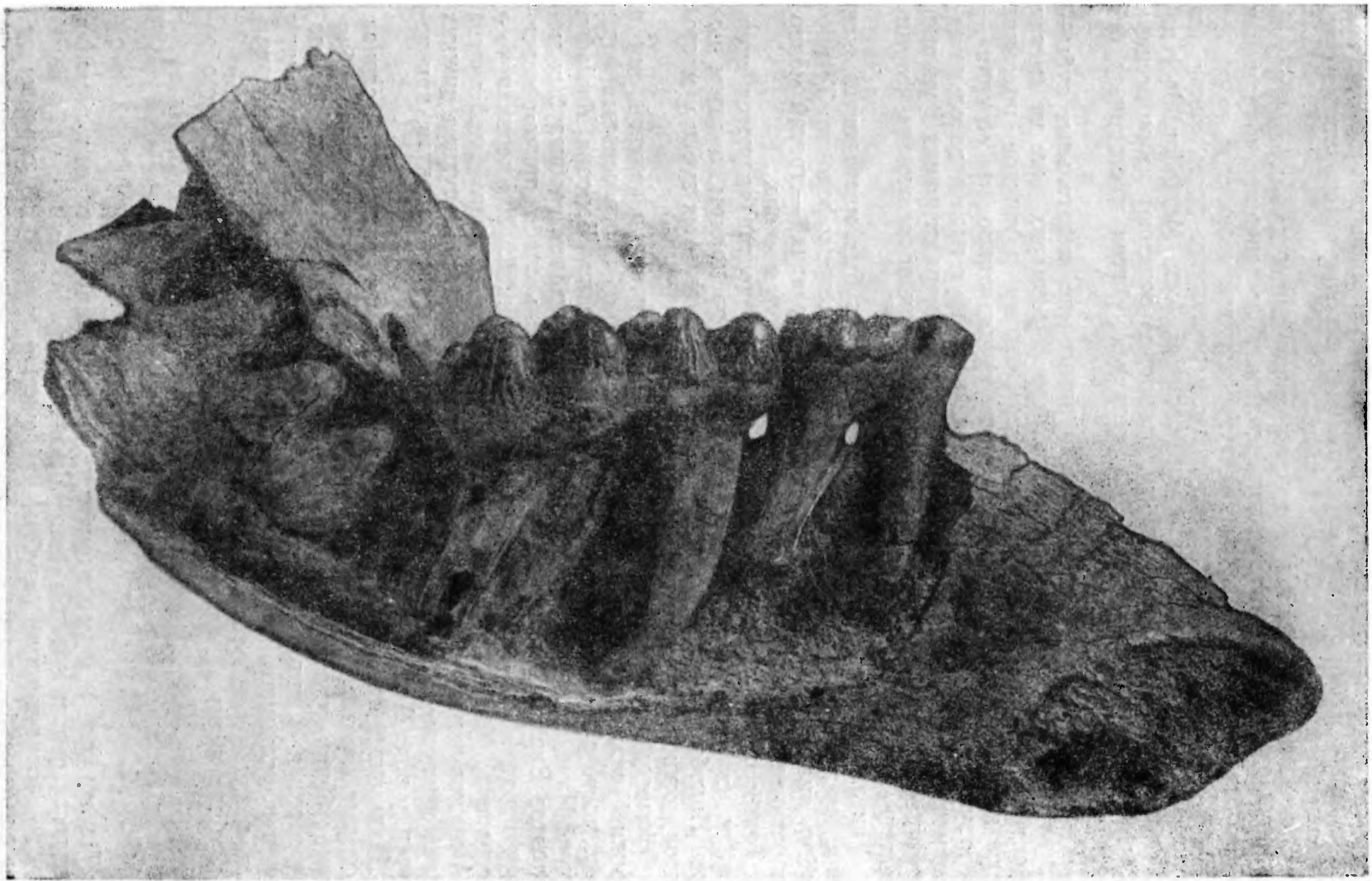


Рис. 1. Anancus Alexeevae Baigusheva. Нижняя челюсть молодой особи с Pd_3, Pd_4 и M_1 (стенки альвеол вскрыты). Ливенцовский карьер, Ростов на Дону (Ростов. музей Л—755).

Оставшиеся резцы увеличились в размерах и образовали в верхней и нижней челюстях небольшие бивни. Жевательные зубы — премоляры и моляры, функционировали в ротовой полости фиомии одновременно, причем из трех нижних молочных премоляров лишь два замещались постоянными. Череп фиомии относительно укорочен по сравнению с таковым меритерия.

В процессе эволюции мастодонтов происходила дальнейшая редукция зубной системы, которая выражалась в постепенном сокращении числа постоянных премоляров до двух в верхней челюсти и до одного в нижней челюсти. У некоторых же прогрессивных форм, таких как Anancus (сем. Gomhotheriidae) или Mastodon (сем. Mastodontidae) постоянные премоляры, по-видимому, полностью исчезают из онтогенеза. Количество молочных премоляров остается у всех мастодонтов без изменения.

Сохранившиеся у мастодонтов в онтогенезе жевательные зубы — премоляры и моляры, сильно увеличенные в размерах, уже не смогли одновременно умещаться в челюстях. Поэтому в каждой половине челюсти этих животных, вверху и внизу, функционировала «секция» — часть зубного ряда, состоящая из трех, реже двух последовательно замещающихся жевательных зубов (рис. 1). По мере стирания функционирующие зубы выпадали и место их занимали последующие, формирующиеся в полостях («карманах») челюстей.

У поздних прогрессивных форм бугорчатозубых мастодонтов, как например у херолофодонта Choerolophodon, тетролофодонта Tetrolophodon, ананкуса Anancus и других, самый последний — третий моляр, мог оставаться и функционировать в единственном числе.

Таким образом, «действующие» зубы мастодонтов являются сменными и их функцию выполняют поочередно премоляры, а затем моляры. Подобную последовательную замену жевательных зубов у мастодонтов можно назвать «зубным конвейером».

Бивни у большинства мастодонтов имеются как в верхней, так и в нижней челюстях. Однако у некоторых поздних, прогрессивных форм имеет место редукция нижних бивней. У мастодонта Борсона Mastodon borsoni Hays, являвшегося последним представителем гребнезубых мастодонтов Евразии, нижние бивни развиты очень слабо, причем молочная генерация не всегда замещается постоянной. У американского мастодонта Mastodon americanus (Kerr) из позднего плейстоцена С. Америки нижние бивни редуцированы полностью. Редукция нижних бивней имеет место и у поздних бугорчатозубых мастодонтов, как например, у рода Anancus.

Наивысшей степени редукция зубной системы достигает у слонов, у которых в ротовой полости функционируют два верхних резца, образующих бивни, и четыре жевательных зуба, по одному в каждой половине верхней и нижней челюстей (рис. 2).* Постоянные премоляры у слонов редуцированы; в виде рудиментарных остатков они сохраняются лишь у наиболее древних архаичных видов.

Зубная формула слонов может быть выражена следующим образом:

$$I\,\frac{1}{1-0}\quad C\,\frac{0}{0}\quad P\,\frac{2-0}{2-0}\quad M\,\frac{3}{3}$$

Так же, как и у мастодонтов, действующие зубы слонов сменные: в процессе пережевывания пищи они стираются, выпадают и замещаются последующими («зубной конвейер») (рис. 2). В периоды замены одного зуба другим в ротовой полости слона могут одновременно

---

* Исключение представляет вымерший целебесский слон Protelephas celebensis (Hooijer), самцы которого имели бивни не только в верхней челюсти, но и маленькие в нижней.

находиться до восьми жевательных зубов: по два зуба в каждой половине челюсти наверху и внизу. Такие смены зубов происходят в течение жизни слона пять раз. И только у архаичных форм слонов, у которых в онтогенезе сохранились постоянные премоляры, смена зубов происходила шесть или даже семь раз.

У слонов, как и у поздних мастодонтов, в отличие от остальных млекопитающих, коронки жевательных зубов прорезывались и функционировали наклонно, под некоторым углом к их вертикальной оси. Величина этого наклона прогрессировала в процессе эволюции слонов;

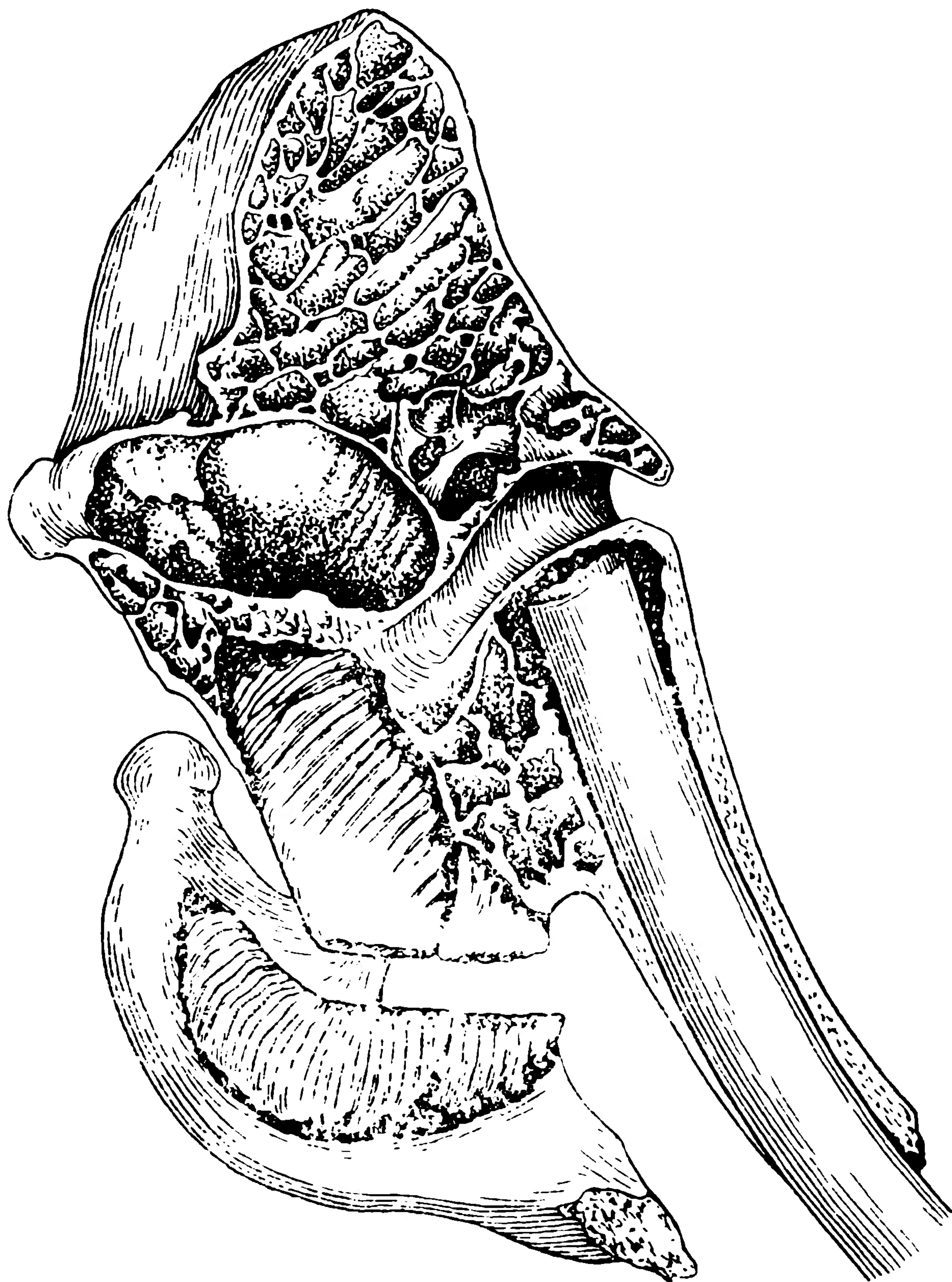


Рис. 2. Продольный распил черепа и нижней челюсти Mammuthus primigenius (Blum). Стенки альвеол вскрыты.

наклонно поставленная коронка занимает меньше места в челюсти, а ее функциональная высота при этом увеличивается, что способствует более длительному функционированию каждого зуба (рис. 2).

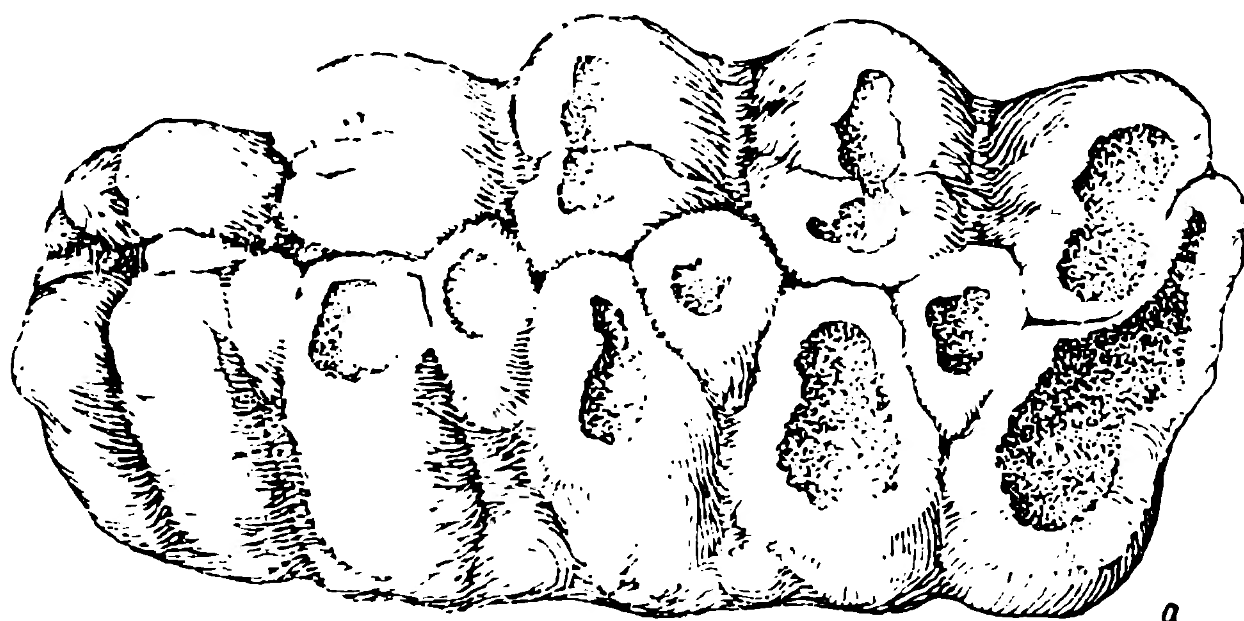
Итак, процесс редукции зубной системы в филогенезе хоботных в общих чертах может быть охарактеризован следующим образом: на первых этапах эволюции отряда редукция шла по пути уменьшения числа зубов в ряду. Позднее к этому процессу присоединяется еще и другой — неодновременное функционирование сохранившихся в онтогенезе жевательных зубов.

2. Строение зубов у слонов и механизм пережевывания пищи

У дальних предков слонов, пища которых состояла из мягкой, сочной растительности тропических болот, жевательные зубы были низкокоронковые и имели бугорчатое строение. Так, у меритерия коронки образованы небольшим числом бугров: от двух-трех у премоляров до четырех у моляров.

У бугорчатозубых мастодонтов Gomphotheriidae, начиная с фиомии, в процессе эволюции происходило постепенное увеличение числа бугров в коронках. Новые бугры образовывались в задних отделах коронок, в результате чего коронки увеличивались в размерах — становились более удлиненными. Кроме того, у этих животных увеличивалась высота коронок, что происходило за счет увеличения высоты образующих их бугров, которые при этом принимали конусовидную форму (рис. 3-а).

Бугры в коронках Gomphotheriidae расположены в более или менее правильные поперечные ряды, отделенные друг от друга проме-



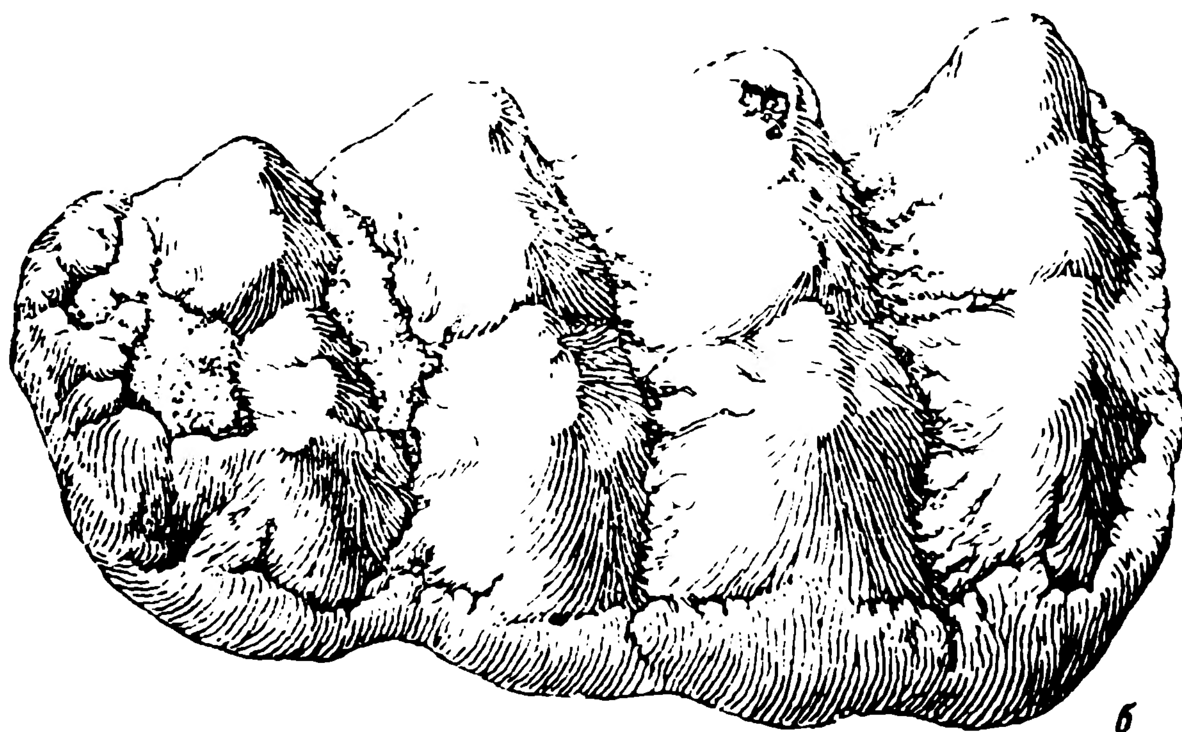


Рис. 3. Последние заднекоренные зубы — М3 мастодонтов.

а — Anancus alexeevae Baigusheva. Мержановка Ростов. обл. (Ростов. гос. унив.), б — Mastodon borsoni Hays. Николаевская обл. УССР (ЗИН № 25022).

жутками (долинками). Кроме того, имеется еще медиальная борозда, пересекающая коронку в продольном (сагиттальном) направлении и отделяющая бугры щечной половины от языковой.

На коронках зубов Gomphotheriidae различают следующие группы бугров и бугорков (рис. 4).

Основные бугры (а) — расположены на концах поперечных рядов.

Промежуточные бугорки (б) — расположены между основными буграми, в совокупности с которыми они образуют поперечные ряды.

Центральные бугры (в) — расположены в медиальной части коронки, в долинках между поперечными рядами.

Дополнительные бугорки (г) — расположены около основных и промежуточных бугорков; иногда они сливаются между собой и образуют зубчатые косые складки-гребешки.

Краевые бугорки (е) — расположены по краям коронки, образуя так называемый воротничок.

У гребнезубых мастодонтов Mastodontidae (рис. 3-б) бугры в коронке плотно сливаются между собою, образуя сплошные поперечные

гребни, отделенные друг от друга промежутками (долинками), имеющими форму, подобную латинской букве Y. Только на самой вершине эти гребни остаются неразделенными, что может служить доказательством их вероятного происхождения из отдельных бугров. Слабо выраженные центральные (вставочные) бугорки имелись лишь у самых древних примитивных форм; у большей части представителей семейства они отсутствуют.

У стегодонтов Stegodontinae, ведущих свое начало, по всей вероятности, от каких-то прогрессивных гребнезубых мастодонтов, жевательные зубы обнаруживают большое сходство с соответствующими зубами исходных форм, но обладают, по сравнению с ними, рядом прогрессивных признаков. Так, зубы у стегодонтов характеризуются значительно большим числом более коротких и более высоких гребней, чем соответствующие зубы Mastodontidae. Центральные (вставочные) бугры отсутствуют.

Коронка жевательного зуба слона (рис. 5) образована рядом тонких пластин (гребней), расположенных более или менее параллельно друг другу и перпендикулярно к ее продольной оси. Пластины слонового зуба так же, как бугры и гребни мастодонтов, имеют внутри пульпарные полости, которые связаны с общей пульпарной полостью зуба, расположенной в основании коронки (рис. 5а). Зубы слонов и мастодонтов обладают сложно устраненными корнями с многочисленными ветвями.*

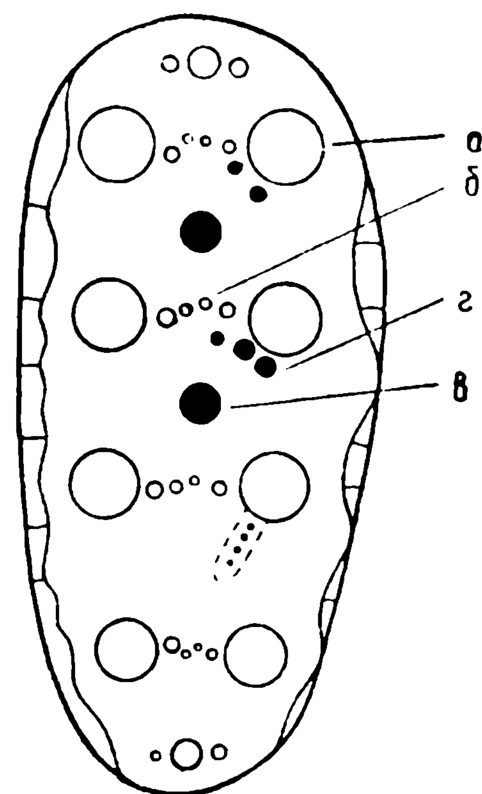


Рис. 4. Жевательная поверхность зуба мастодонта (схема).

а — основные бугры, б — промежуточные бугорки, в — центральные бугры, г — дополнительные бугорки.

Пластины зубов слонов, как бугры и гребни мастодонтов, образованы дентином (dentis, s. substantia eburnea) и покрыты с поверхности слоем эмали (substantia adamantina).

Характерной особенностью слонового зуба является чрезвычайно сильное развитие костного вещества — цемента (substantia ossea), который не только обволакивает с поверхности корни и стенки коронки, но и заполняет узкие промежутки (долины) между пластинами.

Присутствие в зубах цемента не является признаком только слонового зуба. Цемент содержится в зубах вообще всех млекопитающих, где он обволакивает дентин корня. И лишь у животных со сложно построенными и сильно стирающимися зубами цемент нарастает на эмаль коронки, заполняя все складки последней. Служа изолятором дентина и эмали, цемент иногда теряет физиологическую связь с организмом и омертвевает; последнее как раз имеет место в зубах слонов.

Сильное развитие цемента у слонов следует рассматривать как результат приспособления этих животных к питанию грубым растительным кормом; цемент, заполняющий долинки слонового зуба, выполняет важную механическую функцию, предохраняя тонкие, высокие пластины от повреждения во время пережевывания пищи.

У большинства бугорчатозубых мастодонтов коронки образованы только дентином и эмалью. Цемент имелся лишь на корнях. Однако у некоторых поздних прогрессивных форм, как например, херолофодонта и ананкуса, цемент обволакивал не только корни, но и боковые

* Исключение представляют самые первые молочные зубы, обладающие более простыми корнями, образованными двумя ветвями (табл. 1).

поверхности коронки, перекрывая сверху эмаль, и даже в незначительном количестве обнаруживался в долинках (рис. 3-а). Что касается гребнезубых мастодонтов, то у них коронки образованы дентином и эмалью, цемент имелся лишь на корнях; только у стегодонтов промежутки (долины) между гребнями заполнены цементом.

При стирании слонового зуба на жевательной поверхности коронки вскрываются как бы поперечные срезы отдельных пластин, на которых

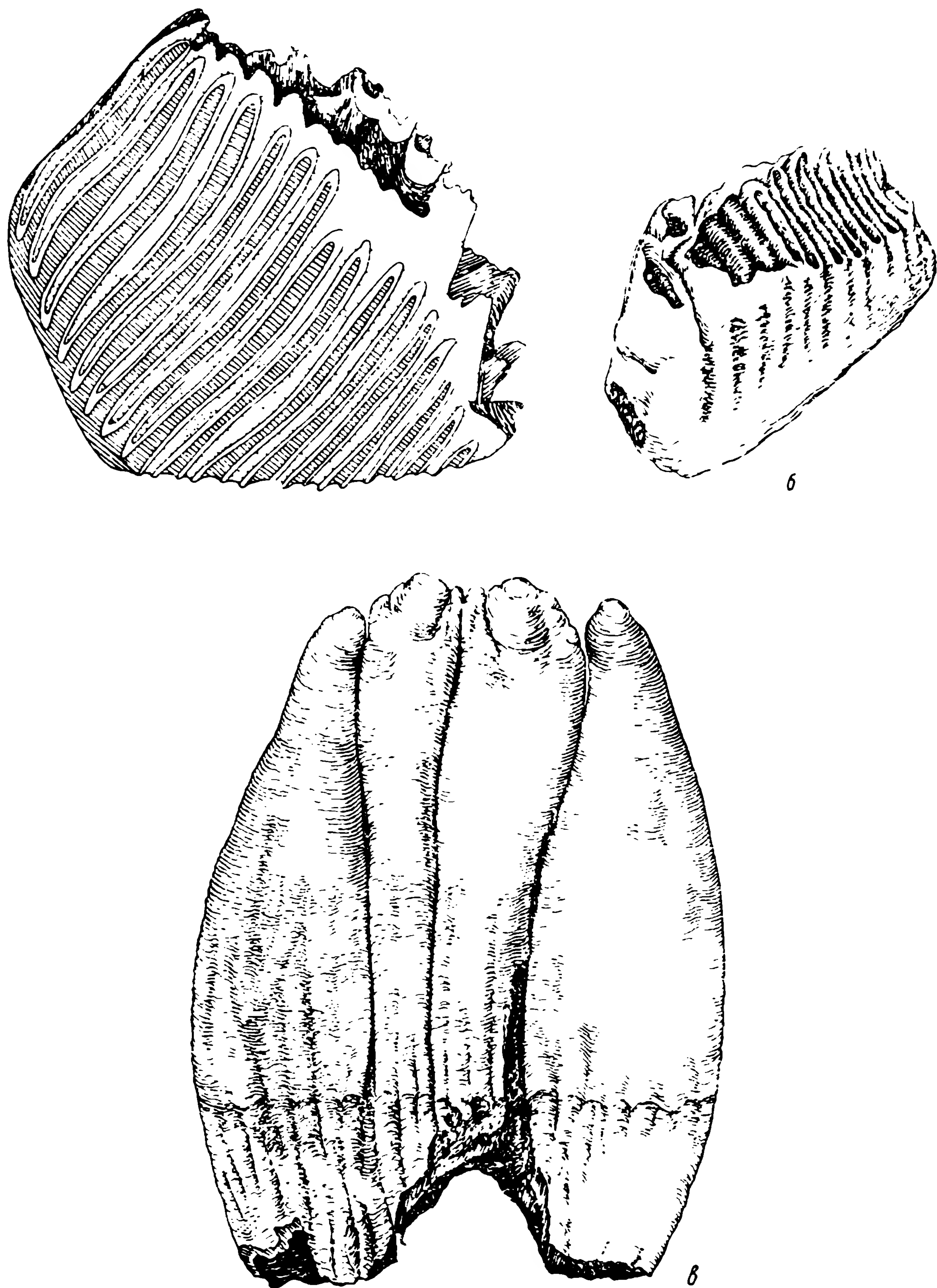


Рис. 5. Строение коронки зуба слона.

а — продольный распил, б — образование пульпарной полости и корней, в — строение отдельной пластины зуба.

обнажаются и становятся видными все три элемента, образующие зуб и представляющие правильное чередование: по середине каждой пластины — дентин, вокруг него — эмалевая оторочка, а снаружи — цемент (табл. I, II).

Цемент является менее прочным и стойким материалом, чем дентин и эмаль, из которых образованы сами пластины. Поэтому во время процесса пережевывания цемент стирается несколько быстрее, чем сами пластины. Этим и можно объяснить, что на стертой жевательной поверхности слонового зуба пластины всегда несколько выступают над

уровнем цементных промежутков. Таким же точно образом и в самих пластинах происходит неравномерное стирание составляющих их элементов: дентина и эмали. Эмаль, как материал более прочный и стойкий, чем дентин, стирается несколько медленнее, и поэтому эмалевая оторочка слегка выступает над краем стертой пластины. В связи с неодинаковой скоростью стирания элементов, составляющих слоновый зуб (эмали, дентина и цемента), его жевательная поверхность остается постоянно шероховатой, представляя своего рода «напильник» — превосходное приспособление для размельчения грубого растительного корма. Принцип строения слонового зуба можно сравнивать в какой-то степени с «самозатачивающимся» резцом в технике. По аналогичному принципу построены также зубы грызунов и некоторых копытных, питающихся жесткой растительностью.

Каждая пластина зуба слона в проксимальной части разделена вертикально на три основные лопасти, из которых средняя, а в некоторых случаях и боковые, могут быть в свою очередь на верхушке разделены на ряд сосочков (рис. 5, в). Стираясь пластины дают на жевательной поверхности своеобразные фигуры, которым придается систематическое значение, так как они не одинаковы у различных форм слонов.

Своеобразная сложная структура зубов слона ввела в заблуждение некоторых исследователей. Так, согласно теории «срастания», созданной в свое время Корзе (Corse, 1799), у слонов каждая пластина в коронке морфологически является отдельным зубом, а потому вся коронка — сложная структура, состоящая из множества слившихся между собой зубов.

Основной защитник этой теории Рёзе (Röse, 1894) в своих выводах идет еще дальше, утверждая, что и каждая пластина состоит из нескольких отдельных зубов, которые крепко соединились, и что эти составные пластины затем срослись между собой, образовав сложную коронку.

Теория «срастания» Корзе—Рёзе была разбита Болком (Bolk, 1919), который, работая с эмбрионами африканского слона, показал, что пластины возникают из общего зачатка и поэтому вторичны по отношению ко всей коронке как целому и, более того, что «первичные части» пластин на самом деле вторичны по отношению к пластинам.

Несмотря на явную убедительность фактов, приведенных Болком и, казалось бы, полностью опровергающих теорию «срастания», она, к сожалению, продолжает еще бытовать среди некоторых исследователей (Thompson, 1942; Perry, 1954 и др.).

Механизм пережевывания пищи у слонов весьма своеобразен. Как я уже отмечал выше, сильно укороченные челюсти слона несут в каждой половине, вверху и внизу, один или два жевательных зуба. Зубы верхней челюсти слабо выпуклые с наружной (щечной) стороны и вогнутые с внутренней (языковой). В противоположность им, нижние зубы вогнутые с наружной стороны и выпуклые с внутренней. Следствием неодинаковой изогнутости коронок верхних и нижних зубов является тот факт, что их пластины расположены друг по отношению к другу не параллельно, а под некоторым углом, образуя при смыкании челюстей подобие «ножниц».

Сжимая челюсти, слон с невероятной силой раздавливает находящуюся на зубах пищу. После нескольких таких движений, в результате которых пищевой комок достаточно уплотняется, слон делает «жим», сопровождающийся горизонтальным (скользящим) движением нижних зубов о верхние (вдоль коронок) и только затем заглатывает пищу. Признаков бокового движения нижней челюсти замечено не было.*

---

* Механизм пережевывания пищи у современных слонов исследовался автором в зоологическом саду Ленинграда, а также в ленинградском цирке.

Своеобразный механизм размельчения пищи у слона сказался также и на форме жевательных поверхностей; зубы верхней челюсти имеют жевательную поверхность слабо выпуклую в продольном, а иногда и в поперечном направлениях. Соответственно зубы нижней челюсти имеют жевательную поверхность слабо вогнутую.**

По данным Ф. Г Бенедикта (1936), занимавшегося вопросом питания слонов в условиях неволи, буханки хлеба, весом в 550 г, разжевывались и проглатывались слоном в течение 20—80 и некоторых случаях 90 секунд. За 15 секунд совершалось 6—10 движений челюстей. При даче сена слон забирал в рот на протяжении 3 минут около 5 порций сена, в среднем по 80—100 г каждая. На обработку этого количества сена в течение 3 минут тратилось около 75 движений челюстей.

Для того, чтобы выяснить степень использования коренных зубов слона в процессе пережевывания пищи, Ф. Г Бенедикт скармливал слонам буханки хлеба, во внутрь которых закладывались полоски резины, вырезанные из камеры автомобильной шины (размеры кусков: 10×4 см или 18×1 см при толщине 0,3 см), позволяющие легко обнаружить их в кале в случае сравнительной неповрежденности. Этот исследователь отмечает, что часть кусков резины вообще не была обнаружена в испражнениях, другие были в разной степени повреждены зубами.

Данные Ф. Г Бенедикта подтверждают наличие у слонов преимущественно «дробяще-раздавливающего», а не «перетирающего» типа размельчения пищи; это дает возможность слону быстро и достаточно эффективно перерабатывать за сравнительно короткий отрезок времени большое количество пищи. Количество растительной пищи, уничтожаемое за сутки одним слоном, составляет для современных нам видов примерно до 200—300 кг.

Процесс пережевывания пищи у мастодонтов осуществлялся, по всей вероятности, так же как и у слонов, по «дробяще-раздавливающему» принципу. Об этом свидетельствует сходство в форме жевательной поверхности у этих животных.

Бивни слонов в своей массе состоят из дентина. У молодых животных они покрыты с поверхности слоем цемента, а на самом конце (вершине) имеется маленький эмалевый колпачек (табл. IV). В процессе употребления бивней их цементно-эмалевое покрытие стирается и уже не возобновляется; бивни взрослых слонов образованы только дентином.

Дентин слонового бивня выделяется пульпой в виде отдельных тонких полых конусов, имеющих своеобразную микроскопическую структуру. На поперечном срезе бивня, при увеличении, хорошо заметны две правильно перекрывающиеся системы кривых, которые на его периферии более расплывчаты, а по направлению к центру выступают яснее, образуя углы. На не совсем точно радиально ориентированных срезах видны остроугольные полосы, представляющие собой две перекрывающиеся системы. Эти кривые, построенные из дентина, образуют подобие пружин, работающих на сгибание, и обеспечивающих высокую степень эластичности бивней.

Бивни используются слонами в процессе добывания пищи, а также для защиты или в качестве турнирного оружия в борьбе между самцами.

Ныне живущие слоны Африки и Азии с помощью бивней выкапывают из земли различные клубни, обдирают кору со стволов деревьев и даже разрушают древесину. В некоторых случаях бивни применяются

** В редких случаях наблюдается обратное соотношение рельефа жевательных поверхностей нижних и верхних зубов. Оно по-видимому, является результатом каких-то патологических изменений в черепе, нарушающий нормальный процесс пережевывания пищи.

для выкорчевывания деревьев; слон загоняет один или оба бивня под корни и, действуя ими как рычагом, пытается свалить дерево, чтобы получить растущие на нем плоды. Африканские слоны в периоды засух выкапывают в руслах пересохших рек при помощи бивней и хобота довольно глубокие колодцы. По-видимому, для аналогичных целей использовали свои бивни и некоторые вымершие слоны. Можно предполагать, что мамонты Mammuthus primigenius (Blum) могли использовать свои спирально изогнутые бивни в зимние сезоны в целях добывания пищи (трава, кустарники) из-под слоя сильно уплотненного снега. На хорошо сохранившихся в ископаемом состоянии бивнях мамонта бывают отчетливо заметны так называемые «зоны стирания» — стертые наружные участки на концах, образовавшиеся в результате использования бивней (табл. III-г).

Ряд исследователей: О. Абель (Abel, 1929), А. А. Гавриленко (Gavrilenko, 1924), Г. Ф. Осборн (Osborn, 1930; 1942), Бойрен (Beuren, 1933) и другие высказывали предположение, что сильно изогнутые бивни мамонтов были совершенно бесполезны для этих животных, так как не могли использоваться ими ни для защиты, ни для добывания пищи. Возникла даже «теория», согласно которой чрезмерное переразвитие бивней (гипертрофия) у мамонтов могло даже стать причиной вымирания этих животных. В своих публикациях (Гарутт, 1946; Garutt, 1964, Гарутт и Дубинин., 1951) я уже говорил об ошибочности выводов упомянутых исследователей.

У большинства мастодонтов, как уже отмечалось, функционировали две пары высоко специализированных резцов, верхняя и нижняя. Верхние бивни иногда достигали очень больших размеров и по всей вероятности использовались этими животными для добывания пищи, а также для защиты или в качестве турнирного оружия. Нижние бивни имели долотообразную форму как и нижние резцы свиней и гиппопотамов, эти бивни использовались мастодонтами, по-видимому, для вскапывания почвы в поисках пищи. У представителей подсемейства платибелодонтов Platibelodontinae симфизный отдел нижней челюсти и нижние резцы были очень сильно удлинены, расширены, образовывая подобие совковой лопаты или черпака, который, возможно, использовался ими для собирания растительной пищи со дна водоемов.

3. Смена зубов у слонов в онтогенезе

Как я уже отмечал выше, в ротовой полости слона функционируют два верхних резца, образующих бивни, и четыре жевательных зуба, по одному в каждой половине верхней и нижней челюсти.

Находящиеся во рту жевательные зубы в процессе пережевывания пищи стираются, но одновременно с этим они как бы выклиниваются из альвеол последующими зубами, формирующимися в полостях («карманах») челюстей. Остатки сильно стертых зубов выпадают и их место занимают последующие зубы, наклонно прорезывающиеся из глубины челюсти и двигающиеся по диагонали в направлении ее переднего отдела. (Рис. 2).

Таким образом, у слонов в периоды замены одного зуба другим в ротовой полости могут находиться и функционировать до восьми жевательных зубов, по два в каждой половине челюсти — наверху и внизу (задняя часть коронки одного и передняя следующего).

В результате наклонного прорезывания (см. предыдущий раздел) стирание слонового зуба происходит под углом к его вертикальной оси и начинается с переднего отдела, постепенно распространяясь на всю коронку.

При нормальном течении процесса замены одного зуба другим скорость, с которой функционирующий зуб выталкивается из челюсти на-

ружу, примерно равна скорости его стирания, т. е. убывания высоты его коронки. Таким образом, «уровень» жевательной поверхности функционирующего зуба остается как бы постоянным. Когда же старый функционирующий зуб стирался настолько сильно, что от него оставался лишь маленький кусок, он выпадал вследствие резорбции корня, освобождая место для следующего зуба. Выпадение из альвеолы остатков функционировавшего зуба происходило у слонов еще до того, как следующий за ним зуб стирался до половины.

Процесс выпадания старого стертого зуба болезненен для слона. По наблюдениям за современными слонами животные в это время сильно худеют, так как не могут хорошо пережевывать пищу и, следовательно, нормально питаться.

Следует обратить внимание на тот факт, что у одного и того же индивида слона зубы верхней челюсти стираются значительно интенсивнее, чем соответствующие зубы на нижней. Это объясняется неодинаковой формой коронок зубов верхней и нижней челюстей; верхние зубы по направлению к корневой части сужаются, тогда как нижние, наоборот, расширяются.

В редких патологических случаях нарушается соотношение скорости роста зуба и скорости его стирания, т. е. стирание происходит более медленно, чем рост. Это вызывает ненормальное развитие зубов, коронки которых начинают все больше и больше выступать из альвеол. Иногда при этом имеет место деформация самих коронок. Если подобное нарушение выражено очень сильно, слон погибает голодной смертью. Такие примеры известны в практике зоологических садов и цирков. Случаи ненормального развития коронок слоновьих зубов были установлены также у современных слонов, живущих на воле и у ископаемых видов (Guenther, 1955; Верещагин, 1960, Kubiak, 1965 и др.).

У слонов в связи с косым прорезыванием жевательных зубов формирование коронок в полостях («карманах») челюстей происходит не одновременно, а постепенно, начиная с переднего отдела. Это означает, что в какой-то отрезок времени передняя часть коронки данного зуба может быть полностью сформированной, прорезаться и функционировать, в то время как ее задняя часть, еще скрытая в полости челюсти («кармане»), находится в стадии формирования и последние ее пластины еще не связаны между собой цементом (рис. 2). По мере стирания переднего отдела коронки зуб постепенно выдвигается из альвеолы наружу и этот процесс идет одновременно с формированием его заднего отдела. К тому моменту, как последние пластины начинают принимать участие в процессе пережевывания пищи, пластины переднего отдела коронки уже полностью стерты.

Корни также развиваются постепенно, по мере формирования коронки. На ранних этапах развития коронки корни отсутствуют. Позднее в основании коронки появляется подобие двойного киля, который, разрастаясь, образует общую пульпарную полость зуба. Ветви корней образуются последовательно, начиная с переднего отдела коронки (рис. 5-а).

В период формирования коронки ветви корней остаются открытыми. Их замыкание и образование апикальных отверстий происходит только после завершения процесса формирования коронки, а так как у слонового зуба коронка формируется не одновременно, а постепенно, начиная с ее переднего отдела, то в такой же последовательности происходит и замыкание корней.

Это явление ввело в заблуждение некоторых исследователей. М. В. Павлова (1929), обнаружив у функционирующих слоновьих зубов открытые, не замкнутые отростки корней, пришла к ошибочному выводу, что эти звери будто бы обладают зубами с открытой корневой системой, что обычно характерно для млекопитающих, зубы которых

обладают постоянным ростом (некоторые киты и грызуны, бородавочники, эласмотерии).

Сильно стертые зубы слона выпадают вследствие резорбции отростков корня. Процесс резорбции корней слонового зуба начинается почти сразу же после замыкания концов отростков и, следовательно, происходит в зубе в той же самой последовательности, что и формирование коронки, т. е. начиная с переднего его отдела; резорбция ветвей корня происходит одновременно с процессом стирания коронки.

Зубная система слонов изменяется в процессе онтогенеза: абсолютные размеры коронки, число пластин, средняя длина одной пластины и толщина эмали увеличиваются с каждой последующей генерацией (сменой) зуба. Это дает потенциальную основу, на которой можно разработать систему для идентификации положения зуба в зубном ряду. Однако, в связи с существованием у слонов «зубного конвейера», при котором зубы следуют один за другим, цифровые показатели отдельных зубов изменяются постепенно, не делая «скачков». В результате исследователям бывает трудно, а в некоторых случаях и просто невозможно установить генерацию, так как цифровые показатели признаков соседних зубов трансгрессируют.

Коронка слонового зуба более узкая в передней части, расширяется по направлению к заднему концу. Наибольшая ширина коронки в этом месте соответствует передней ширине следующего за ней зуба.

Расширение коронки по направлению к заднему концу также является следствием неодновременности ее формирования в полости черепа; за период формирования коронки слон успевает вырасти, а потому задние пластинки зуба, которые формируются последними, превосходят по ширине передние. Наиболее сильно это расширение выражено у самой первой и второй генераций зубов, что связано с интенсивным ростом животного во время формирования этих зубов (табл. I и II). Расширение на заднем конце коронки несет на своей поверхности хорошо заметную площадку, образовавшуюся в результате давления со стороны последующего зуба. Площадка носит название «следа напора».

Исключение представляет самый последний зуб, у которого не только отсутствует «след напора», но и имеется хорошо выраженное сужение заднего конца коронки.

Жевательные зубы трех последних смен в зубном ряду слонов признаются исследователями за задние коренные (моляры) — dentes molares (M1, M2, M3), тогда как зубы трех предшествующих смен — за передние коренные (премоляры) — dentes premolares.

Однако среди исследователей не существует единого мнения по вопросу о том, какой генерацией представлены премоляры — постоянной или молочной. Большая часть исследователей рассматривает зубы трех первых смен как молочные премоляры — dentes premolares decidui, подразумевая, что постоянная генерация этих зубов у слонов редуцировалась. Эти молочные зубы обозначались исследователями следующим образом: D1 — D3 (Zittel, 1911); MM1 — MM III (Soergel, 1913); ml I — ml III (Stefanescu, 1924); Pd2 — Pd4 (Weber, 1928; Morrison — Scott, 1948; Дуброво, 1960; Щеглова, 1961; Garutt, 1964; Гарутт, 1966); Mt2 — Mt4 (Pontier and Anthony, 1933; Friant, 1941, 1959); mm2 — mm4 (Morrison — Scott, 1939); dp2 — dp4 (Osborn, 1942; Sahni und Khan, 1961; Байгушева, 1971); m1 — m3 (Adam, 1948); DM2 — DM4 (Hooijer, 1953); dm1 — dm3 (Guenther, 1955); m2 — m4 (Verheyn, 1960) и т. д.

Другие исследователи, такие как К. Арамбур (Arambourg, 1970) считают эти зубы постоянными премолярами, обозначая их соответственно P2 — P4.

Некоторые исследователи ведут счет премолярам млекопитающих в обратной последовательности. В соответствии с этим функционирую-

щие у слонов первые три смены зубов обозначаются как D3 — D1 (Weithofer, 1891; Schaub, 1948).

Для плацентарных млекопитающих первоначальное, исходное число премоляров равно четырем: P1, P2, P3, P4 и столько же имелось соответствующих им молочных зубов: Pd1, Pd2, Pd3, Pd4.

Если в процессе эволюции часть зубов редуцировалась, то не всегда бывает легко установить, какие именно зубы отсутствуют. Редукция передних коренных зубов млекопитающих, по-видимому, происходила с переднего конца, т. е. начиная с первого зуба (Корневен и Лесбр, 1932). Таким образом, у слонов зубы трех первых смен, определенные как молочные премоляры, обозначаются мною соответственно Pd2, Pd3 и Pd4. Доказательством правильности установления порядковых номеров молочных премоляров слонов являются единичные случаи сохранения в онтогенезе этих животных самых первых зубов — Pd1, прорезывающихся впереди Pd2. Присутствие этого зуба было обнаружено у нескольких особей современного африканского слона Loxodonta africana (Blumenbach) (Morrison — Scott, 1939), а также у южного слона Archidiscodon meridionalis (Nesti) из Италии (Zittel, 1911).

Иной точки зрения по вопросу смены зубов у слонов придерживалась М. В. Павлова (Pavlow, 1910; Павлова, 1910, 1929), которая предложила все смены зубов называть просто коренными. Свое предложение М. В. Павлова (1910) аргументировала следующим образом: «Обыкновенно первые три коренные зуба называют молочными, хотя они никогда не замещаются у слонов вертикально предкоренными. Иногда их называют предкоренными, что тоже неправильно, так как они не имеют молочных предшественников; вот почему мне и кажется самым правильным называть их просто коренными, обозначая m^1 . m^6, для верхних и m_1 .. m_6 для нижних. Почти также обозначали уже зубы слонов Бленвиль, Лорте и Шантр».

Схема обозначения, предложенная М. В. Павловой, была принята рядом исследователей: Ф. Дриак (Driak, 1937), Г. Моррисон — Скотт (Morrison — Scott, 1937), И. Я. Яцко (1948), Н. К. Верещагиным (1957, 1959), В. П. Головко (1958), О. Джонсоном и И. Буссом (Johnson and Buss, 1965) и др. В своих ранних работах автор придерживался схемы М. В. Павловой (Гарутт, 1954), но впоследствии отказался от нее (Гарутт 1957а и др.).

Недостаток схемы, предложенной М. В. Павловой, заключается в том, что слоны как бы оказываются обладателями шести моляров. На самом же деле, для всех плацентарных млекопитающих, за исключением некоторых китов и тюленей, а также африканской большеухой собаки Otocyon, характерно наличие трех моляров (в очень редких случаях четырех). Кроме того, у некоторых древних форм слонов в течение жизни функционировало в каждой половине челюсти не шесть, а семь или даже восемь жевательных зубов. В этом случае схема, предложенная М. В. Павловой, оказывалась вовсе непригодной.

С критикой системы М. В. Павловой выступали многие исследователи, как например, Б. А. Спульский (1916).

Рассмотрим, чем же характеризовалась смена жевательных зубов у архаичных форм слонов. У молодых экземпляров плосколобого слона Protelephas planifrons (Falconer) из верхне-сиваликских отложений Северной Индии обнаружены в верхней и нижней челюстях маленькие, сильно редуцированные зубы, которые прорезывались на месте выпавших молочных премоляров Pd3 и Pd4 (рис. 6). По мнению Г. Фалькопера и П. Котлея (Falconer and Cautley, 1846—1848), С. Шауба (Schaub, 1948), Г. Кенигсвальда (Koenigsvald, 1950), В. Е. Гарутта, 1975а), Л. И. Алексеевой и В. Е. Гарутта, 1965) и др. эти зубы являются постоянным премолярами — P3 и P4.

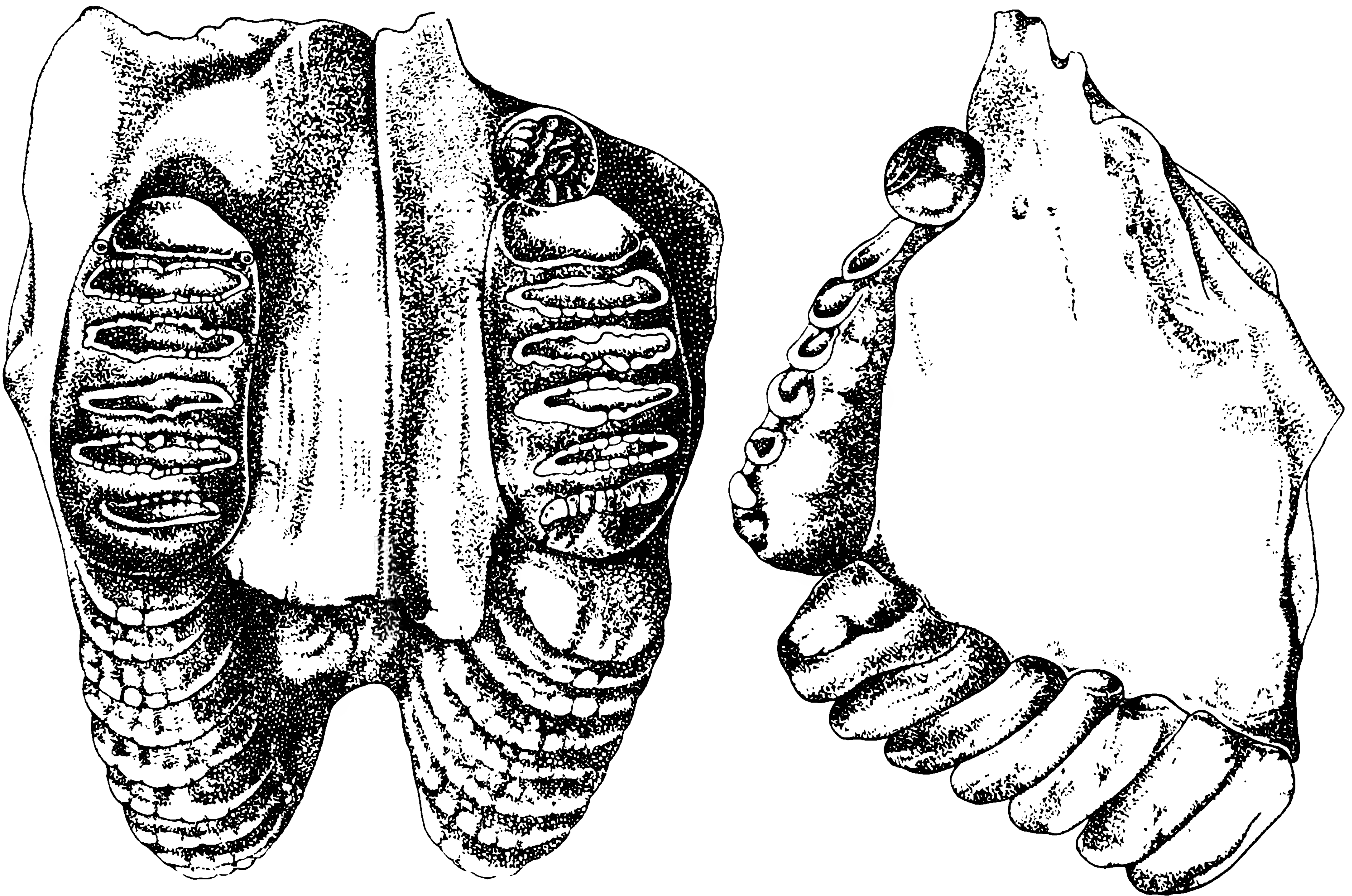


Рис. 6. Череп Protelephas planifrons (Falc.) с P^3, Pd^4, M^1 Сиваликские холмы, С. Индия (Брит. музей) (по Falconer et Cautley, 1846—1849).

Присутствие постоянных премоляров установлено и у других представителей рода Protelephas. Так P3 был найден у P. praeplanifrons, описанного Г. Кенигсвальдом (Koenigswald, 1950) из слоев кали-глада Западной Явы. P3 и P4 были описаны Д. А. Хоойером (Hooijer, 1953) у целебесского слона P. celebensis (Hooijer). Постоянный премоляр P4 был обнаружен у одного из примитивнейших представителей архидискодонтных слонов — A. gromovi Garutt et Alexeeva из поздне-плиоценовых отложений Ростовской области (Громов, 1948; Верещагин, 1959; Гарутт и Алексеева 1964; Алексеева и Гарутт 1965), а также у A. imperator (Leydi) из раннего плейстоцена Ниобары в С. Америке (Pontier and Anthony, 1933).

Замена молочных премоляров постоянными происходила у слонов в результате вертикальной смены, т. е. точно так же, как происходит аналогичная смена у остальных млекопитающих. Постоянные премоляры закладываются на дне альвеол с внутренней стороны от молочных предшественников и прорезываются лишь после того, как молочные зубы выпадали. Так после выпадения стертого остатка третьего молочного премоляра Pd3 на его месте из полости челюсти появлялся заложенный там постоянный P3. Зуб этот, по-видимому, функционировал у слона очень недолго, так как его быстро вытеснял из челюсти разрастающийся четвертый молочный премоляр — Pd4. Аналогичным путем происходило развитие следующего постоянного премоляра — P4. Этот зуб, по-видимому, так очень быстро вытеснялся из челюсти в результате роста первого моляра — M1.

По мнению С. Шауба (Schaub, 1948) и других, замещение молочных премоляров постоянными происходило у слонов в результате того, что постоянные зубы выталкивали из глубины челюсти своих молочных предшественников. Это представляется мало вероятным, так как у слонов сильно редуцированные постоянные премоляры гораздо меньше по размерам своих молочных предшественников.

Посмотрим, как происходила замена молочных премоляров постоянными у остальных хоботных. У меритерия все молочные премоляры заменялись постоянными. Такая же картина наблюдалась у фиомии. Однако уже у некоторых бугорчатозубых мастодонтов, как например у родов Gomphotherium, Tetrolophodon и других, из трех молочных премоляров лишь два последние замещались постоянными. Что же касается представителей рода Anancus, то у этих слоноподобных мастодонтов постоянные премоляры полностью редуцировались (рис. 1). Замена молочных премоляров постоянными, по-видимому, отсутствовала также и у самых поздних гребнезубых мастодонтов.

Таким образом, P3 и P4 древних, примитивных слонов, представляют собою рудиментарные органы, унаследованные от своих далеких предков. У поздних слонов постоянные премоляры исчезают из онтогенеза.

На основе изложенных выше данных общую формулу зубов слонов можно представить следующим образом:

Половина верхней челюсти

Молочные Id^2	Pd^2	Pd^3	Pd^4		
Постоянные I^2		P^3	P^4	M^1 M^2 M^3 *	

Половина нижней челюсти

Молочные	Pd_2	Pd_3	Pd_4	
Постоянные		P_3	P_4	M_1 M_2 M_3 *

* P сохранились в онтогенезе только у древних, архаичных форм.

Что касается сроков смены зубов у слонов, то они известны лишь у ныне живущих азиатского и африканского слонов. В черепе новорожденного слона мы находим сформировавшиеся, но еще не прорезавшиеся вторые молочные зубы Pd2 и не сформировавшиеся, состоящие из отдельных, не связанных между собой пластин, последующие — третьи Pd3 (рис. 7).

У азиатского слона Elephas asiaticus L. вторые молочные зубы — Pd2 прорезываются на 8—10-й день после рождения, причем верхние несколько раньше, чем нижние (Corse, 1799). У двухгодовалого слоненка вторые молочные зубы уже выпадают (Cornwall, 1956) и функционируют третьи — Pd3 (Corse, 1799), которые, в свою очередь, выпадают на пятом году жизни (Cornwall, 1956). Четвертые зубы Pd4 появляются

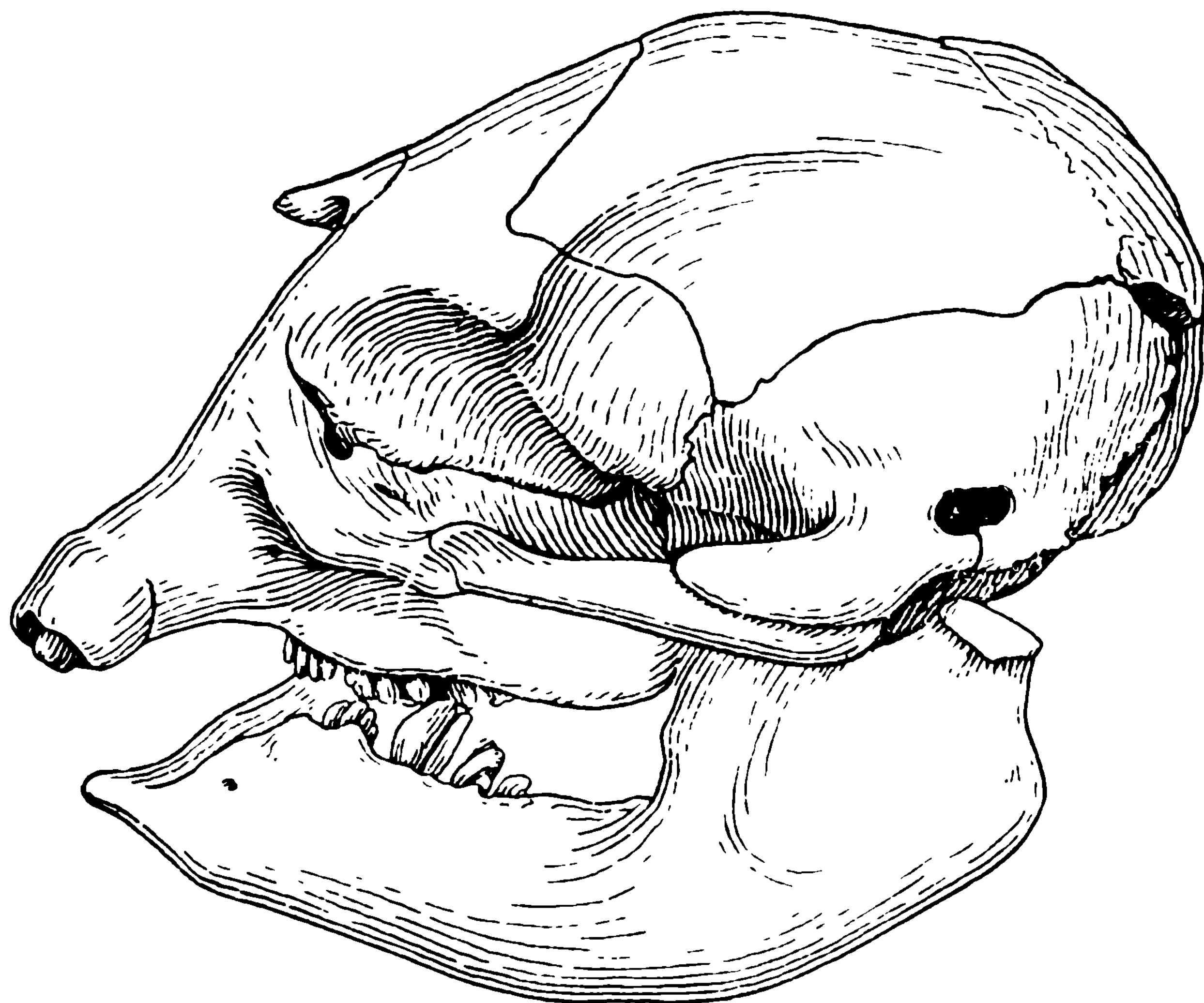


Рис. 7. Череп новорожденного Elephas asiaticus L. с Pd2 и Pd3 (по Lankester, 1909)

на третьем году жизни (Corse, 1799) и выпадают на девятом (Corwall, 1956).

Первые моляры M1 появляются у азиатского слона в период от 6-го до 9-го года и функционируют около пяти лет (Corse, 1799).* Коронки вторых моляров M2 начинают прорезываться лишь на 12-м году жизни, которые еще сохраняются у слонов в возрасте 30—40 лет.

Время появления последнего, третьего моляра M3 точно не установлено. Во всяком случае у исследованных мною черепов азиатских слонов, происходящих из зоопарков и из цирка, возраст которых был известен и определялся в 45—50 лет, последние зубы были уже полностью развиты. Время появления этих зубов у слона примерно соответствует завершению эпифизарного сращивания длинных костей конечностей.

У африканского слона Loxodonta africana (Blum) вторые молочные зубы Pd2 существуют в течение 2—2½ лет. ** Третий молочный Pd3 появляется в 1½ года и выпадает в 5 лет. Четвертый молочный Pd4 появляется примерно в 2 года, выпадает в 8—9 лет. Первый моляр M1 появляется на пятом году жизни и выпадает в 17 лет. Второй моляр M2 появляется в 10 лет и существует примерно до 45 лет. Последний, третий моляр M3 появляется у африканского слона в 20 лет (или немного ранее) и существует до самой смерти, т. е. находится в употреблении примерно 50 лет (Perry, 1954).

---

* По другим данным (Ray Lankester, 1909) первые моляры прорезываются лишь в 15 годам и функционируют около 10 лет.

** По данным Т. Моррисон-Скотт (Morrison-Scott, 1937) второй молочный премоляр выпадает в 3½ года.

Таким образом становится ясно, что время, когда зуб выпадает, более изменчиво, чем время, когда он появляется.

Как долго могут существовать последние жевательные зубы, точно не установлено. Т. Моррисон-Скотт (Morrison-Scott, 1948) утверждает, что когда эти зубы стираются, животные умирают, так как они не могут нормально питаться. По данным П. Хемингуея (Хохлов, 1968) современный слон Африки к 60-ти годам начисто стачивает зубы. Такой слон делает попытки поедать траву и кустарники, что вызывает резкую боль. Рассвирепев, животное меняет места, пробует еще и еще утолить голод, но в результате голод усиливается. Такой слон, по словам П. Хемингуея, чрезвычайно опасен для человека.

Известны случаи нахождения черепов мамонта, в челюстях которых имелись настолько сильно истертые последние моляры, что от них фактически сохранились лишь остатки корней. Такие находки были сделаны в Предуралье (Гарутт, 1972), на Северо-Востоке Сибири, а также на Аляске (Osborn, 1930, 1942). Приходится удивляться, как могли существовать эти животные в условиях сурового арктического и субарктического климата.

Бивни у слонов сменяются один раз в жизни. Постоянным бивням предшествуют молочные, имеющие длину 30—50 мм, с замкнутой пульпарной полостью. У только что родившегося слона эти бивни, точнее бивнеобразные резцы — Id^2 находятся в глубине альвеолы уже окончательно сформированными, и их рост, в связи с замыканием корня, завершен (табл. III а-б).* У современного азиатского слона молочные бивни прорезываются в возрасте 5—7 месяцев, а в 13—16 месяцев выпадают.

Рядом с молочными бивнями в черепе слоненка можно увидеть закладку постоянных I^2. Они появляются после выпадения молочных. Постоянные бивни имеют не замкнутую пульпарную полость и растут в течение всей жизни животного, достигая иногда огромных размеров (табл. III-г). Известны случаи, когда у вымерших форм слонов бивни достигали 3500 мм при диаметре у основания до 250 мм.

Скорость роста постоянных бивней у современного азиатского слона составляет около 1 см в месяц. Эти данные были получены путем наблюдений за молодым самцом в зоологическом саду Ростов-на-Дону (Агапов и Невский, 1934; Невский, 1935). По данным, полученным в заповеднике Мерчисон-Фоллс, бивни африканского слона растут в год не более чем на 5 см.

4. О происхождении и путях эволюции слонов

Касаясь вопроса эволюции хоботных, Л. К. Габуния (1969) отмечает, что для подавляющего большинства из них было характерно наличие примитивных бугорчатых коренных зубов, не обнаруживающих в процессе эволюции этих групп сколько-нибудь существенных признаков усовершенствования. Такая консервативность особенностей зубов, по всей вероятности, объясняется их инадаптивным строением (Давиташвили, 1948). Коренные зубы, состоящие из небольшого числа более или менее обособленных сосцевидных бугров или широко расставленных поперечных гребней у дейнотериев, были явно ограничены в своем развитии, так как простое увеличение их высоты могло привести лишь к бесполезному, если не вредному усложнению перетирающего аппарата. По утверждению Л. К. Габуния, нет сомнения, что обладатели таких зубов не могли рассчитывать на значительную экологическую экспансию. Поэтому, если судить по структуре зубов, их адаптивная

* По мнению некоторых исследователей (Frade, 1955 и др.) молочный бивень слона на самом деле является постоянным I^1, в этом случае закладывающийся рядом с ним бивень, который функционирует в течение всей жизни, представляет собой I^2.

радиация, несмотря на обилие и разнообразие форм, осуществлялась главным образом в пределах одной экологической области, представленной влажными лесами и заболоченными пространствами. В результате не могла не обостриться конкуренция, обуславливающая вымирание одних и возникновение новых, число аберрантных форм, например платибелодонов, торибелодонов и других, занимавших специальные экологические ниши. Однако своеобразная специализация этих форм, лишенных других, более существенных преимуществ перед прочими мастодонтами, едва ли могла обеспечить их долговечность. Усложнение биотической обстановки, вызванное, по всей вероятности, исключительно широким распространением в позднем миоцене гомфотериев и серридентинусов, в том числе видов явно приспособленных к жизни в прибрежных заболоченных участках различных водоемов, отражалось, в первую очередь, на таких специализированных хоботных, как платибелодоны.

Инадаптивное строение зубов мастодонтов и дейнотериев как важное условие их вымирания, вероятно, должно было особенно остро проявиться при постепенном сокращении влажных стаций, происходившем в раннем плиоцене на большой части территории Евразии и Северной Америки. В то же время соответствующие изменения абиотической среды способствовали, должно быть, сравнительно быстрому развитию той единственной линии бугорчатозубых мастодонтов, в которой возникло адаптивное строение жевательных зубов, что привело к возникновению настоящих слонов. Такие прогрессивные формы, обладавшие существенным преимуществом перед бунодонтными и зиголофодонтными мастодонтами, могли сыграть важную роль в вытеснении этих хоботных, которых к среднему плиоцену значительно уменьшилось. Наконец, широкое расселение древнейших слонов, испытавших в позднем плиоцене интенсивную адаптивную радиацию, несомненно, должно было служить решающим фактором вымирания не только последних мастодонтов, но и дейнотериев (Габуния, 1969).*

Таким образом, появление в процессе эволюции хоботных слонов — животных с высокоразвитыми коренными зубами и потому хорошо приспособленных к существованию в самых различных экологических условиях и к питанию разнообразным растительным кормом, следует рассматривать, как наличие в эволюции этой группы млекопитающих совершенно определенно выраженного качественного скачка.

Перехожу к обзору истории вопроса о происхождении слонов.

Так Г. Фальконер (Falconer, 1857), Лейт-Адамс (Adams A. L., 1877—1881), К. Вейтгофер (Weithofer, 1891), Лулл (Lull, 1908), В. Зергель (Soergel, 1913), Г. Шлезингер (Schlesinger, 1912), О. Абель (Abel, 1919), В. В. Богачев (1924—1925), М. Вебер (Weber, 1928), К. Арамбур (Arambourg, 1952), Г. Симпсон (Simpson, 1945), С. Шауб (Schaub, 1948), Ч. Янг (Young, 1951) и другие доказывали происхождение слонов от стегодонтов Stegodontinae или же от каких-то прогрессивных гребнезубых мастодонтов, в процессе эволюции зубной системы которых гребни превратились в короткие высокие пластины, число их увеличилось, а промежутки между ними (долинки) заполнились до самых вершин цементом.

В. О. Дитрих (Dietrich, 1951), Д. А. Хоойер (Hooijer, 1955), В. Мальо (Maglio, 1970, 1973) и другие, в результате детального иссле-

---

* Некоторые формы мастодонтов, как например ананкус Anancus arvernensis (Croizet et Jobert), обитали в Евразии довольно поздно, существуя одновременно с первыми слонами (В. И. Громов, 1948; Габуния, 1961; Дуброво, 1963а). На Африканском континенте A. osiris существовал наиболее долго и вымер, по-видимому, в середине плейстоцена. В конце плейстоцена в Северной Америке вымер и последний представитель гребнезубых мастодонтов — американский мастодонт Mammut ohioticum Blumenbach (=Mastodon americanus).

дования зубов стегодонтов, приходят к выводу, что эти животные не были предками слонов; зубы стегодонтов, обладавшие рядом специфических признаков строения, не могли служить исходной основой для образования и развития зубов настоящих слонов; стегодонты — тупая ветвь, ведущая начало от гребнезубых мастодонтов.

Л. К. Габуния (1969) и Э. Агирре (Aguirre, 1968, 1969, 1969а) считают предками слонов стеголофодонтов Stegolophodon. Остатки этих хоботных известны из отложений позднего миоцена-плейстоцена южной и юго-восточной Азии, Африки и среднего плиоцена Европы. Систематическое положение стеголофодонтов спорно. Г Симпсон (Simpson, 1945) считает их потомками гребнезубых мастодонтов, в то время как Л. К. Габуния и Э. Агирре склонны сближать их с бугорчатозубыми мастодонтами. Так или иначе, стеголофодонты по строению зубов несколько напоминают слонов, в связи с чем и рассматриваются этими исследователями в качестве их возможных предков.

Согласно утверждению В. О. Дитриха (Dietrich, 1951), Д. А. Хоойера (Hooijer, 1955), В. Мальо (Maglio, 1970, 1973), Е. Тениуса (Thenius, 1972), Г Д. Кальке (Kahlke, 1972), В. Е. Гарутта (1972-а) и других, слоны произошли от каких-то примитивных форм бугорчатозубых мастодонтов — гомфотериев. В строении зубов именно этих мастодонтов обнаруживаются черты наибольшего сходства со слонами. В процессе эволюции гомпфотериев бугры и бугорки зубов сливались между собой, образуя поперечные ряды пластин, промежутки между которыми (долинки) заполнились цементом. Центральные (вставочные) бугорки также слились с пластинами, образовав у слонов в медиальной части жевательной поверхности зубов расширения, получившие названия «медиальных синусов» или «локсов» (табл. II—VI).

Данная точка зрения подтверждается недавними находками в Экваториальной части Восточной Африки гомфотерия сходного по строению зубов со Stegolophodon и Tetrabelodon и отнесенного к новому роду Stegotetrabelodon, входящего в новое подсемейство Stegotetrabelodontinae (Petrocchi, 1943). Стеготетрабелодонты, по предположению В. Мальо (Maglio, 1970, 1973), хотя не могли являться непосредственными предками слонов, но были очень близки к основанию ствола Elephantinae.

На территории Экваториальной части Восточной Африки, начиная с неогена, на протяжении нескольких миллионов лет сохранялись своеобразные климатические и ландшафтные условия. Область была хорошо обводнена, о чем свидетельствуют следы сильно развитой речной сети, а в депрессиях — присутствие озерных отложений. Тектонические движения обновляли дренаж и вели к врезанию рек и к образованию глубоких ущелий. По-видимому, здесь имели место горнообразовательные движения, сопровождающиеся землетрясениями, многократными катастрофическими наводнениями, ливнями (Иванова, 1972).

В миоцене, плиоцене и раннем плейстоцене климат здесь был теплым, однако имели место неоднократные колебания влажности и интенсивности осадконакопления. Об этом свидетельствуют остатки ископаемых почв в толщах водных отложений (Flint, 1959). В это время здесь не было сплошных тропических лесов или засушливой пустыни, которые существовали в это время южнее. На открытых пространствах междуречий господствовала растительность типа саванн, по долинам рек тянулись леса, а вокруг озер болотные заросли. Такая обстановка, предполагавшаяся Г Бондом (Bond, 1963) и И. К. Ивановой (1965), в настоящее время подтверждается данными пыльцевых анализов для некоторых областей Восточной Африки (Bonnefille, Chavaillon, Coppens, 1970).

Именно в таких, весьма специфических природных условиях, которые существовали на востоке экваториальной части Африканского кон-

тинента, по-видимому, и могли возникнуть настоящие слоны. Доказательством этому — находки из так называемого Лотегемского местонахождения, открытого на западном берегу озера Рудольфа, в районе Турканы, на левом берегу р. Керио в Кении (Maglio, 1970, 1973).

Среди обильной, разнохарактерной фауны здесь встречены остатки наиболее древнего и архаичного из известных в настоящее время слонов, получившего название Primelephas gomphoteroides Maglio. По утверждению В. Мальо, описавшего эту находку, новая форма заполняет морфологический разрыв между Stegotetrabelodon и настоящими слонами. Абсолютный возраст слоев, заключающих остатки Primelephas gomphoteroides определяется приблизительно в 5,5 млн. лет (Coppens, 1972).

Находка P gomphoteroides Maglio является подтверждением факта происхождения слонов именно на Африканском континенте, так как остатки наиболее древних слонов в Евразии датируются примерно 3 млн. лет.*

Возникнув в экваториальной части Восточной Африки, слоны начинают затем постепенно распространяться по всему континенту, приспосабливаясь к обитанию в различных ландшафтных условиях; в середине плиоцена в Африке встречались слоны с признаками начавшегося процесса дифференциации, а к концу этого времени здесь уже существовали исходные формы трех основных филогенетических линий слонов, которым я придаю значение триб: Mammuthini (включает роды Archidiscodon и Mammuthus), Elephantini (включает роды Hypselephas, Phanagoroloxodon, Elephas) и Loxodontini (включает роды Protelephas, Palaeoloxodon и Loxodonta).

По-видимому, к самым истокам плиоцена следует относить начало прохореза слонов из Африки в Евразию через Суэцкий перешеек, а также возможно через «мост», существовавший на месте Гибралтарского пролива. В своем продвижении на восток, слоны в середине плейстоцена достигают Чукотки и через Берингийскую сушу проникают на Американский континент.

В Евразии, а позднее в Америке, обособившиеся филогенетические ветви слонов продолжали свое самостоятельное развитие. Расселившись на огромной территории, они приспособились к существованию в различных климатических и ландшафтных условиях: тропические леса, саванна, степи, арктическая тундра и т. д.

Широкое распространение слонов в плиоцене — плейстоцене может служить доказательством биологического (или экологического) эволюционного прогресса данной группы млекопитающих. Он характеризуется численным увеличением особей, прогрессивным расселением, т. е. захватом новых ареалов и распадением их на подчиненные систематические единицы, по мере того, как животные попадают в новые условия существования (Северцов, 1939).

Интенсивное распространение слонов явилось следствием расцвета подсемейства, что дает все основания относить этих животных к так называемым доминирующим (по терминологии Ф. Дарлингтона, 1966). Доминирующие группы относительно многочисленны по числу особей, как правило, многочисленны по видам, разнообразны по своим адаптациям и часто имеют широкое и сплошное распространение как в районах с благоприятными, так и с неблагоприятными условиями существования.

---

* Предположение о том, что Африка является прародиной слонов, высказывалось и в предшествующее время (Гааке, 1896; Krischnan, 1949; Cooke, 1960; Гарутт, 1965, 1972).

Ф. Дарлингтон (1966) считает, что доминирование — показатель успеха в конкуренции и что одной из характерных черт и доказательством доминирования служит способность расселяться: «Доминирующие животные распространяются потому, что качества, которые делают их доминирующими, дают возможность проникать на новые территории и новые станции, приспосабливаться к ним и вытеснять там других животных» (стр. 465). Из абиотических факторов среды наиболее важными для доминирования и широкого распространения слонов, как, вероятно, и других млекопитающих, были пространство, а затем климат (Дарлингтон, 1966).

Слоны — животные, обладающие большой «проходимостью». Они могут продвигаться не только по ровной местности, но и легко преодолевают неровности рельефа, переходят холмы и горы, достигая иногда зоны снегов. Благодаря своеобразному строению конечностей, эти животные могут легко переходить болота и топи. Слоны хорошо плавают, легко могут переплывать широкие реки и озера, причем, по наблюдениям исследователей, могут плыть по несколько часов подряд. Следует также учесть тот факт, что до появления на земле человека, слоны — эти крупные, сильные звери фактически не имели врагов среди позвоночных животных и ничто тогда не могло препятствовать их распространению (Гарутт, 1965).

К концу плейстоцена ареал слонов начинает резко сокращаться и к началу голоцена эти животные сохраняются лишь в Африке и на юге Азии — в местах своего первоначального распространения. В настоящее время они представлены двумя родами: в Африке — Loxodonta и Elephas в Азии. Существующие в настоящее время два рода слонов «являются реликтами вымирающей группы и у них типичное южное, реликтовое распространение» (Simpson, 1945, с. 243).

Как утверждает А. Н. Северцев (1939), биологический регресс сопровождается сокращением ареала, уменьшением числа особей и числа видов.

Вопрос о расцвете и о последующем вымирании слонов находит свое объяснение в работе И. И. Шмальгаузена (1968, с. 384), рассматривающего проблему активной конкуренции и депрессии у животных. Как утверждает этот исследователь, «в совершенно особое положение попадают наиболее защищенные организмы любой данной эпохи. Прямая элиминация здоровых взрослых особей какими-либо хищниками почти совершенно отпадает. Если этот организм хорошо защищен от неблагоприятных физических влияний, то его численность, очевидно, будет возрастать до максимально возможных размеров, когда начинает сказываться нехватка пищевого материала (хотя бы только в трудные сезоны). Дальнейшее увеличение численности встречает, таким образом, внешние препятствия, оказывающие депрессивное влияние на размножение организма, так как недостаток пищевого материала непосредственно вызывает снижение плодовитости. Кроме того, истощение организма приводит к увеличению смертности от болезней, особенно инфекционных, распространению которых способствует большая плотность населения. Наступает депрессия размножения, которая обычно имеет явно выраженный периодический характер в связи с известной периодичностью в условиях климата и урожая кормов».

Таким образом, вопрос о расцвете слонов и последующей их депрессии находит в этом свое объяснение.

5. **Изменение зубной системы в филогенезе слонов**

В процессе эволюции слонов зубная система претерпевает значительные изменения. При сравнении зубов древних архаичных форм слонов с таковыми поздних, прогрессивных мы видим, что происходит по-

степенное увеличение высоты коронки, количества пластин, при одновременном уменьшении длины самих пластин, толщины эмалевой оторочки, а также глубины разделения дистальных отделов пластин на лопасти и сосочки.

Изменение зубов в филогенезе слонов шло по пути постепенного приспособления этих животных к переходу от питания мягкой сочной растительностью к более грубому древесному веточно-лиственному корму и траве.

При решении вопроса систематики и филогении слонов обычно используются данные строения моляров последней смены — М3. Подвидо-

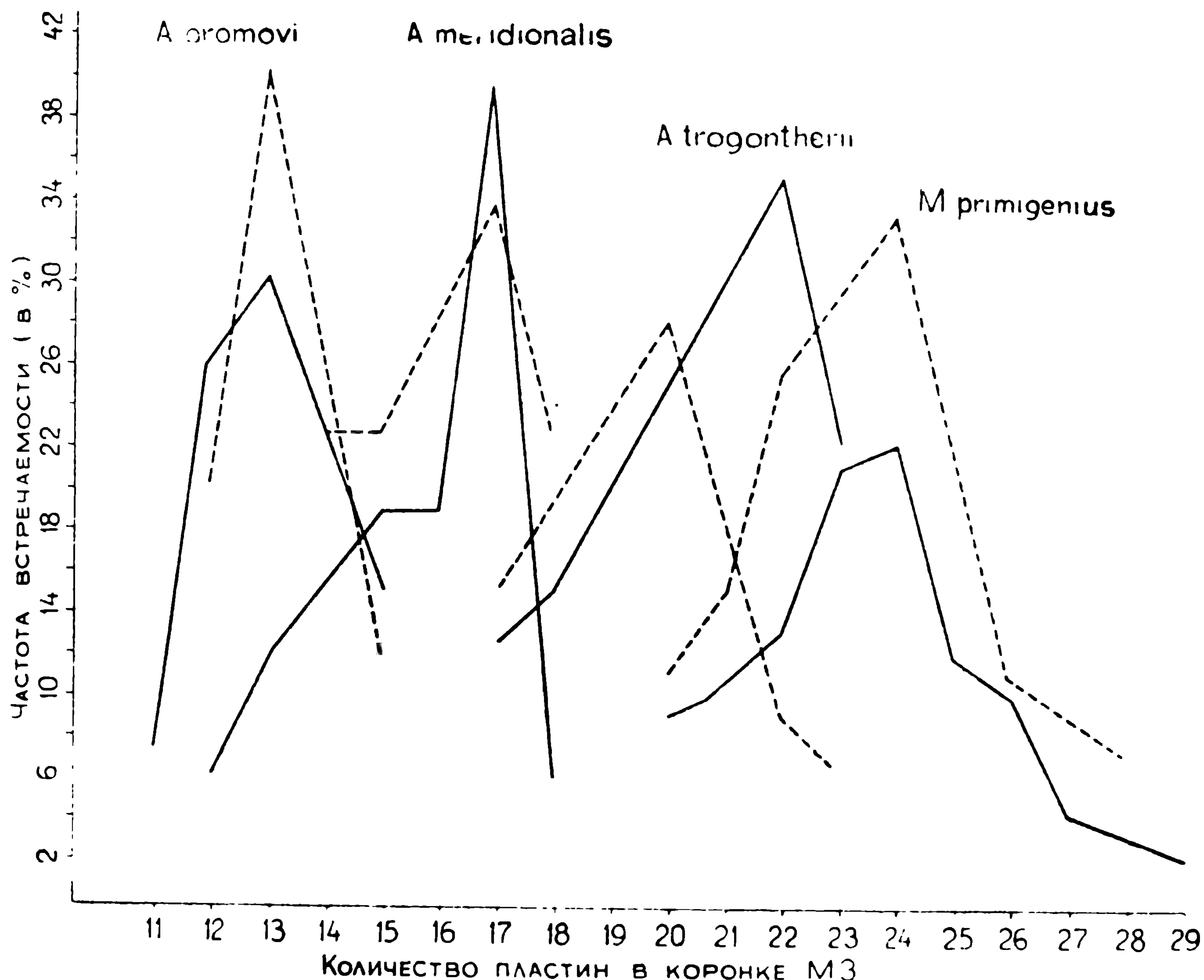


Рис. 8. Изменение количества пластин М3 слонов линии Archidiskodon — Mammuthus в филогенезе.

Сплошная линия — верхние зубы, *пунктирная линия* — нижние зубы.

вые, видовые и родовые отличительные признаки в слоновых зубах предшествующих смен выражены не столь четко; расхождение диагностических признаков прогрессирует в онтогенезе слонов с каждой последующей генерацией зуба (рис. 9—12).

Почти все признаки строения зубов слонов находят свое выражение в цифровых показателях, в которых отражаются и последовательные изменения этой системы в онтогенезе и в филогенезе.

У слонов изменение зубов в процессе филогенеза (так же как и в онтогенезе) происходит постепенно и плавно без сколько-нибудь заметных «скачков». В связи с этим бывает трудно, а иногда и просто невозможно установить границы между двумя соседними формами: подвидами, видами, родами. Как отмечает В. И. Громова (1964, с. 165): «Виды дают последовательный ряд подвидов, превращаются в другие виды и т. д., наступает момент, когда изменения достигают родовых отличий и с новым родом процесс продолжается». В другой своей работе В. И. Громова (1965, с. 28) пишет: «...как известно, изменение зубов слонов в процессе их эволюции происходит постепенно, шаг за шагом, и проявляется в изменении крайних и средних величин их мер-

ных и счетных признаков. Это очень затрудняет разделение на виды и даже на роды и при достаточно полных данных вносит неизбежную условность в разделение, на это неоднократно указывалось в литературе».

Определение слонов по зубам осложняется тем, что цифровые показатели признаков зубов двух соседних, генетически связанных форм могут трансгрессировать. Причина трансгрессии — сильно выраженная

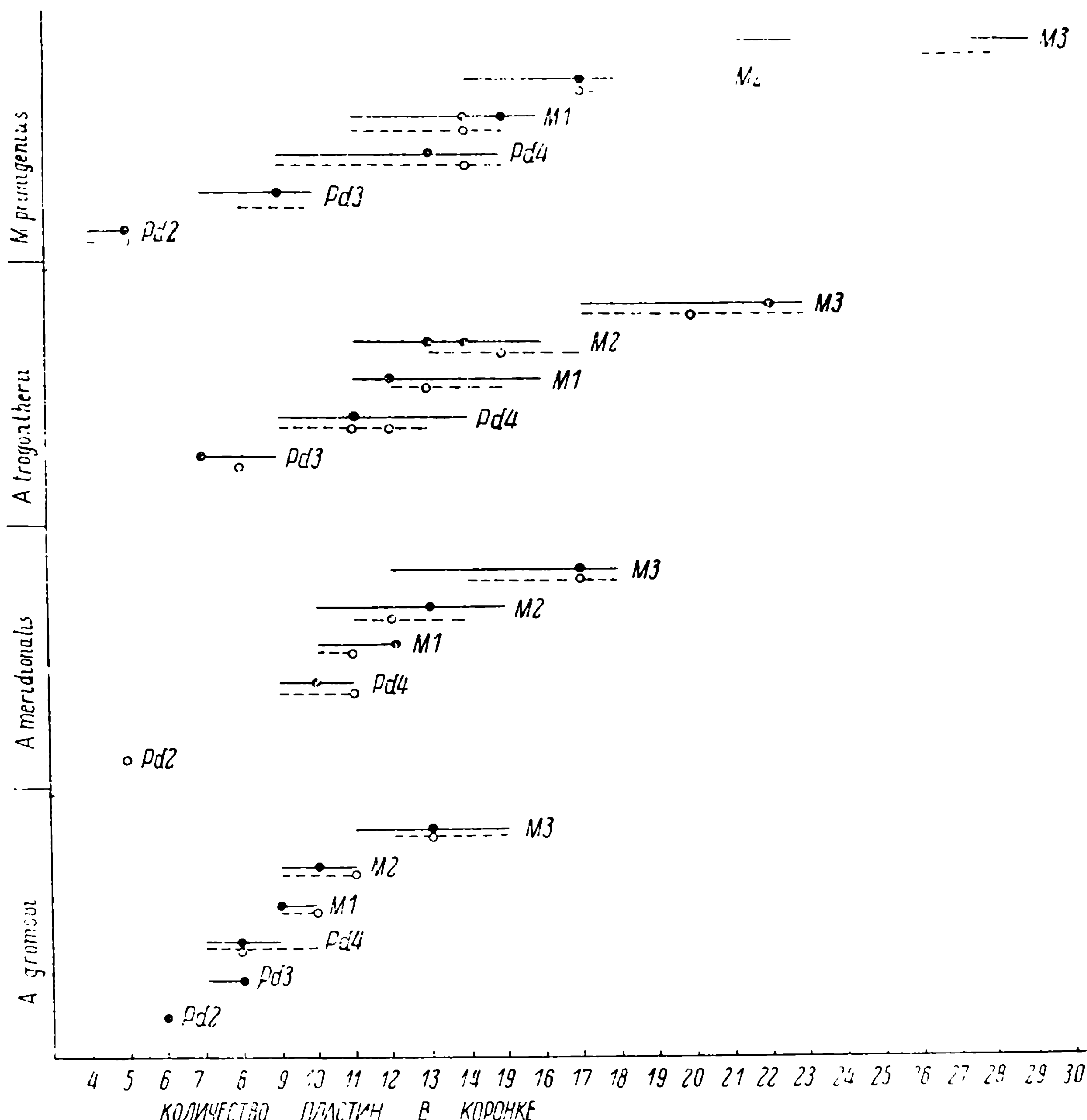


Рис. 9. Изменение количества пластин в зубах слонов линии Archidiskodon — Mammuthus в онтогенезе и в филогенезе.

Сплошная линия — верхние зубы, *пунктирная линия* — нижние зубы, *точки и кружки* — оптимальные показатели.

индивидуальная изменчивость зубов, а также несовершенство критериев в обработке цифровых данных, полученных при измерении. В частности, из-за невозможности установления половой принадлежности исследуемых зубов не могут быть учтены отличия в размерах зубов слонов-самцов (более крупных) от соответствующих зубов самок (более мелких). В результате цифровые показатели коронок зубов соответствующих смен могут оказаться неодинаковыми в пределах одной и той же формы слона. Не всегда учитывается и степень стертости коронки, что сказывается на точности таких показателей, как размеры (прежде всего длина и высота), а также число пластин в ней. Все это вносит неизбежную условность в вопрос об установлении границ между соседними таксонами, о чем неоднократно указывалось в литературе (Dietrich, 1958; Дуброво, 1960; Громова, 1964, 1965, и др.). Однако, как

справедливо указывает В. И. Громова (1965, стр. 29): «. .при хорошем знании показателей изменчивости зубов разных форм можно с большей долей вероятности определить принадлежность коренных зубов к тому или иному виду слона, особенно если имеется более одного зуба: признаки будут тяготеть к средним величинам их у данной формы, а нередко окажутся даже вне зоны с соседними. При увеличении числа зубов надежность определения быстро возрастает».

В целях возможности уточнения границ между соседними таксонами необходима статистическая обработка серийных материалов, происходящих из хорошо датированных стратиграфически местонахождений. Подобная методика уже применялась исследователями и дала положительные результаты (Guenther, 1954, 1969; Вангенгейм, 1961; Guenther and Brouger, 1962—1963; Щеглова, 1963; Дуброво, 1963, 1964; Дуброво и Байгушева, 1964; Musil, 1968; Aguirre, 1968, 1969a, 1969б, 1969в; Гарутт, 1972, и др.).

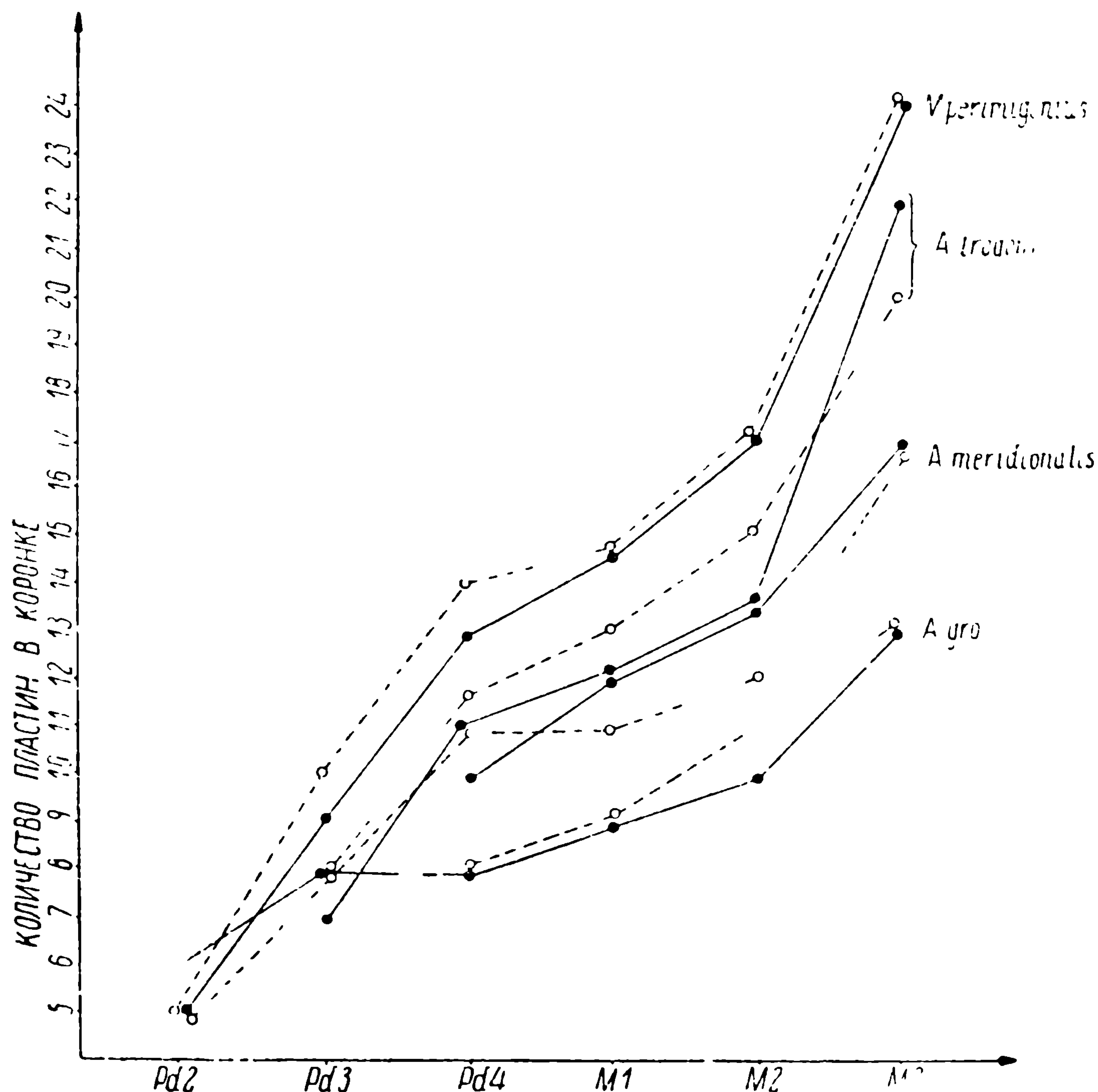


Рис. 10. Изменение количества пластин в зубах слонов линии Archidiskodon — Mammuthus в онтогенезе и в филогенезе (схема построена на основе только оптимальных показателей).

Сплошная линия — верхние зубы, *пунктирная линия* — нижние зубы.

Изучению зубной системы слонов за последние десятилетия посвящено большое число публикаций, авторы которых в ряде случаев предлагали собственные схемы описания, измерения и последующей обработки полученных данных. Несмотря на то, что некоторые эти промеры и индексы прочно вошли в обиход исследователей, единой, унифицированной системы исследования зубов слонов, до настоящего времени не существует.

Автор настоящей статьи не ставил перед собой задачу критического обзора методов изучения зубов слонов, применяющихся палеонтологами как в нашей стране, так и за рубежом. Отдельные критические замечания сделаны при изложении схемы, разработанной совместно с моими учениками: И. В. Фороновой (Институт геологии и геофизики Сибирского отделения АН СССР, Новосибирск) и Е. В. Урбанас (Зоо-

логический институт АН СССР, Ленинград). Ими же были построены диаграммы и графики, приведенные в настоящей работе.

В качестве основы при создании схемы мы использовали методику измерения зубов слонов, применявшуюся в нашей стране М. В. Павловой, дополненную и модернизированную в последующие годы Е. И. Беляевой, В. И. Громовым, В. И. Громовой, Л. И. Алексеевой, Э. В. Вангенгейм, И. А. Дуброво, В. В. Щегловой и др. Первое и, пожалуй, един-

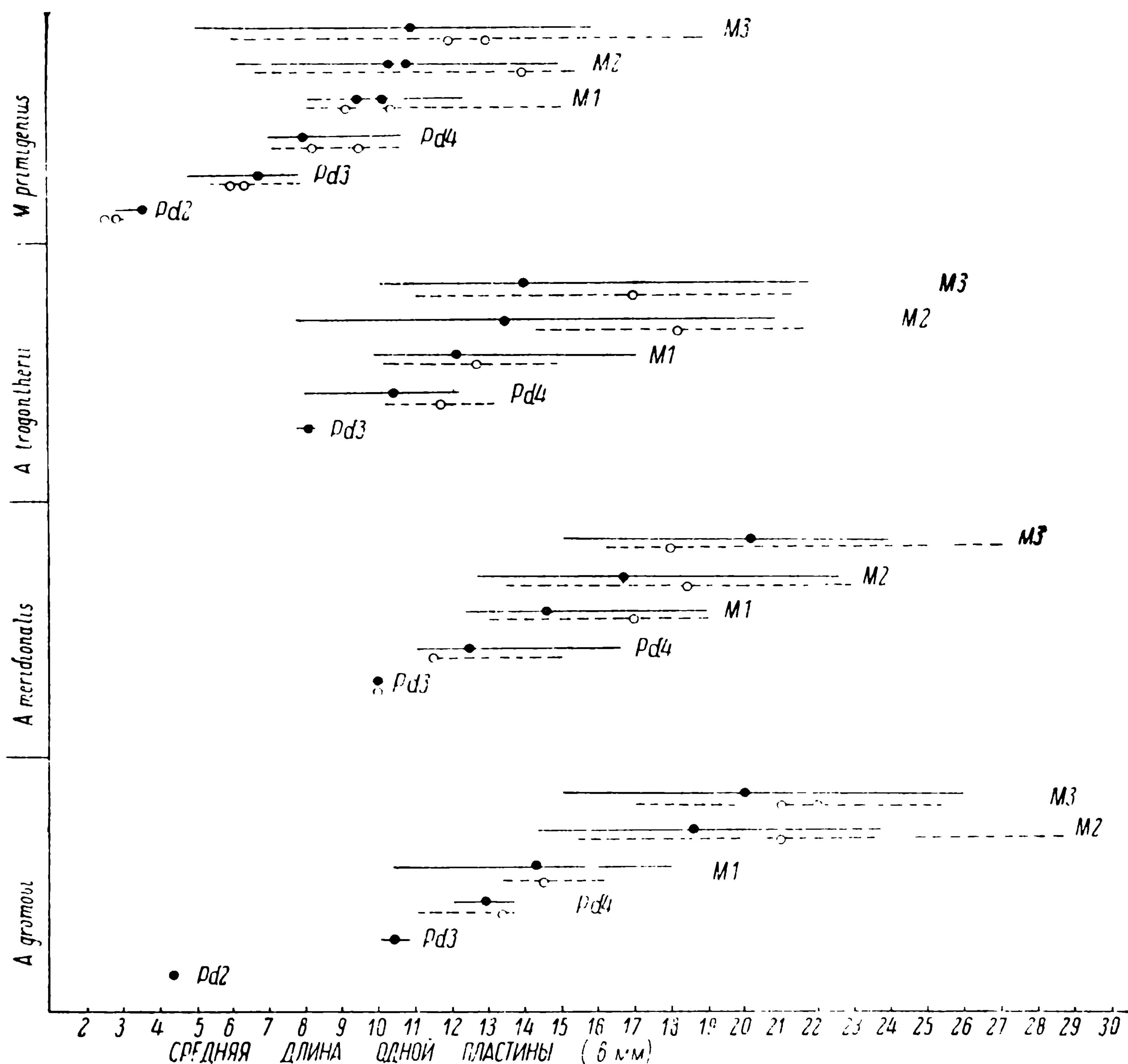


Рис. 11. Изменение средней длины одной пластины в зубах слонов линии Archidiskodon — Mammuthus в онтогенезе и в филогенезе.

Сплошная линия — верхние зубы, пунктирная линия — нижние зубы, *точки и кружки* — оптимальные показатели.

ственное в СССР методическое пособие по исследованию зубов слонов опубликовано И. А. Дуброво (1960).

В предлагаемой нами методике, опробированной в процессе обработки нескольких тысяч зубов слонов, мы стремились к ее краткости и лаконичности, избегая перегрузки и усложнения промерами и индексами, которые не имели значения при установлении систематической принадлежности исследуемого зуба, выражая лишь его индивидуальные особенности. В качестве подобного примера можно привести размеры и пропорции жевательной поверхности коронки, изменяющейся в процессе функционирования данного зуба в течение жизни слона.

Нами использовались следующие признаки строения зуба: размеры коронки (длина, ширина, высота), полное число пластин, средняя длина одной пластины, толщина эмали и фигуры стирания на жевательной поверхности.

При обработке серийного материала нами учитывались не столько крайние цифровые показатели, трансгрессирующие у генетически связанных форм слонов, сколько величины оптимальные, т. е. повторяющиеся у той или иной формы наиболее часто; данные промеров сводились в графики, где откладывались на оси абсцисс, на оси ординат — число исследованных экземпляров (рис. 8).

Цифровые показатели, наиболее часто встречающиеся в данной серии (оптимальные), образующие вершину кривой, брались за основу

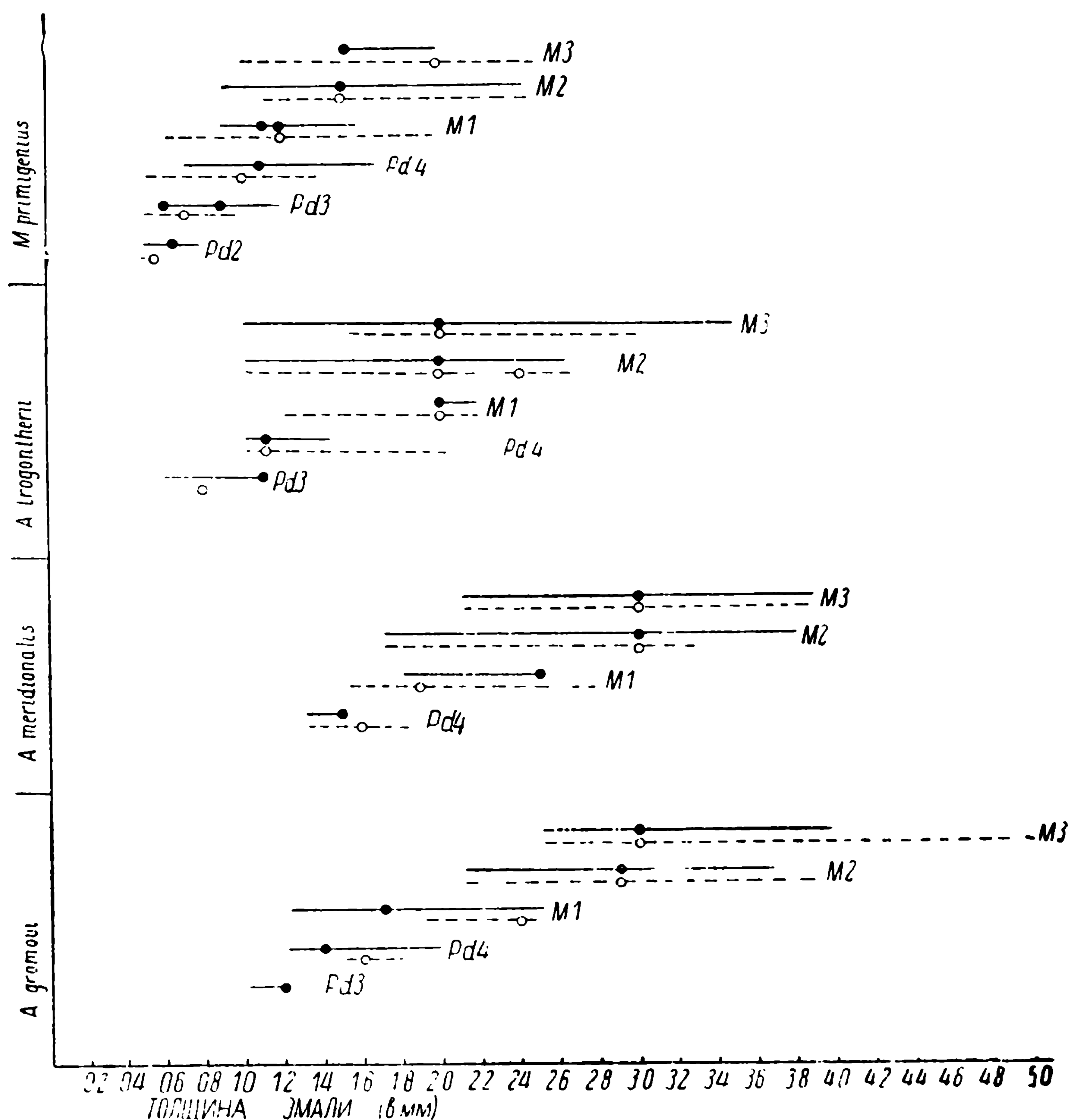


Рис. 12. Изменение толщины эмали в зубах слонов линии Archidiskodon — Mammuthus в онтогенезе и в филогенезе.

Сплошная линия — верхние зубы, *пунктирная линия* — нижние зубы, *точки и кружки* — оптимальные показатели.

при установлении диагноза той или иной формы слона. Этот основной оптимальный показатель нами в таблицах приводится в скобках, слева от которого дается минимальный, справа — максимальный показатель, установленные для данной формы слона, как, например: 17—(22)—23. Эти же показатели могут быть выражены и в графическом варианте (рис. 9—12).

Новая методика позволяет более четко разграничивать соседние, генетически связанные формы слонов. Однако она дает положительные результаты лишь при наличии в руках исследователя серийного материала. Определение единичных находок, цифровые показатели которых оказываются в «зоне трансгрессии», сложнее. В этом случае необходимо основываться на цифровых показателях не одного, а нескольких признаков и их взаимосвязанности.

Нами также строились графики на основе одновременного использования показателей двух признаков, один из которых — ширина коронки (характеризующий генерацию зуба), откладывался на оси абсцисс, а другой: число пластин, средняя длина одной пластины или же толщина эмали, на оси ординат. Подобные скэттер-диаграммы дают дополнительную основу для дифференцирования зубов слонов как в онтогенезе, так и в филогенезе. Эти диаграммы особенно показательны, если их строить на основе оптимальных цифровых данных. В этом случае трансгрессия признаков почти исключается.

Наиболее ярко изменения зубной системы в филогенезе выражены у представителей генетической линии мамонтов (роды Archidiscodon — Mammuthus), распространенных в прошлом на большей части территории Евразии и Сев. Америки, и в значительно меньшей степени у современных им евразиатских лесных слонов (род Palaeoloxodon).

Различие это может быть объяснено более константными условиями, в которых существовал относительно теплолюбивый лесной слон, передвигающийся вместе с исходным или близким к исходному биотопом к югу во время похолоданий и к северу при потеплениях (Громова, 1965). Эволюция слонов мамонтовой линии шла, наоборот, по пути активного приспособления к периодически изменяющимся в плейстоцене климатическим и ландшафтным условиям; во времена похолоданий эти слоны приспосабливались к существованию в условиях арктической степи или тундры, а при потеплениях могли существовать в лесостепях и даже, возможно, в лесах.

В противоположность Евразии и Америки, где наступление ледников интенсивно влияло на эволюцию фауны, Африка не подвергалась в это время резким климатическим колебаниям. Там не было оледенений, они были заменены длительными периодами дождей — плювиалами, без существенного влияния на общий климат и на распространение фауны. Отсюда понятно, почему в эволюции фауны последней не заметно столь внезапных и глубоких изменений как, например, в Европе. Относительная стабильность климатических условий Африканского континента на протяжении большей части квартера способствовала длительному сохранению там архаических форм (Arambourg, 1952; Кригер, 1962). Именно в силу этих причин слон Африки (род Loxodonta) эволюционировал значительно более медленными темпами, чем его сородичи на других континентах, и остался до наших дней на стадии исключительной примитивности, сохранив в строении многие черты своих далеких предков (Arambourg, 1952; Гарутт, 1972а). По своим морфологическим признакам, в первую очередь строению зубов, современные слоны Африки являются более архаичными, чем все известные в настоящее время вымершие слоны Евразии и Америки. Этот факт — еще одно подтверждение, что прародиной слонов является Африка.

Приведенные выше примеры свидетельствуют о неодинаковом темпе эволюции зубной системы у слонов — представителей разных филогенетических линий, существовавших в одно и то же геологическое время, но в неоднородных климатических и ландшафтных условиях. Все это дает нам потенциальную основу для предположения, что и в пределах одной филогенетической линии темп эволюции мог также быть не одинаковым в различных частях ареала и зависеть от характера и последовательности изменения окружающих условий.

При изучении вымерших слонов исследователям приходится иногда встречаться с явлением, когда две формы слона, существовавшие в одно и то же время, но изолированно в разных местах, и относимые по строению черепа к различным филогенетическим ветвям, характеризуются исключительно сходными, практически неразличимыми жевательными зубами.

Примером такого сходства могут служить индийский плосколобый слон Protelephas planifrons (Falconer) и европейский южный слон Archidiskodon meridionalis (Nesti). Основываясь на сходстве в строении зубов, А. Лейт-Адамс (Adams A. Leith, 1877—1881), а затем К. Вейтгофер (Weithofer, 1891) высказали предположение, что эти слоны связаны между собой генетически и что более примитивный плосколобый слон является предком южного. Сравнение же зубов плосколобого слона и слона Громова Archidiskodon gromovi Garutt et Alexeeva — предка южного слона, свидетельствуют о полной идентичности их строения (табл. IV) (Алексеева и Гарутт, 1965).

Сходство в строении зубов плосколобого и южного слонов дало основание Г Полигу (Pohlig, 1885) поместить этих слонов в установленный им род Archidiskodon. Однако оба эти слона резко отличаются по краниологическим признакам. Различия оказались столь значительными, что объединение этих слонов в один род, сделанное Г Полигом, нельзя было признать правильным (Гарутт, 1957а). Особенности строения черепа плосколобого слона не позволяли отождествлять его с представителями других известных уже родов. Исходя из этого, мною (Гарутт, 1957а) был установлен новый род Protelephas, типичным видом которого становится плосколобый слон — P. planifrons; южный слон оставлен в составе рода Archidiskodon.*

В 1952 г. К. Арамбур (Arambourg) описал новую форму слона Archidiskodon africanavus из нижнего плейстоцена Туниса. Жевательные зубы этого вида также напоминали таковые сиваликского плосколобого слона. Из-за этого сходства Д. Хоойер поместил Archidiskodon africanavus в синоним P. planifrons. Однако недавно в Сев. Африке был найден череп A. africanavus, который по морфологическим признакам отличается от такового плосколобого слона и, несомненно, относится к роду Archidiskodon (Arambourg, 1970, рис. 24, табл. II, III).

Согласно утверждению Л. К. Габуния и А. К. Векуа (1963), подобное сходство в строении зубов слонов является следствием их гомеоморфного развития, когда у представителей разных филогенетических линий сохраняется исходное примитивное строение органа, в данном случае зубов, унаследованное от общего, хотя, быть может, довольно удаленного предка. Можно предполагать, что на самых ранних этапах филогенетического развития слонов представители отдельных линий отличались лишь по краниологическим признакам, вероятное сходство растительной пищи в местах обитания этих слонов, очевидно, не подвергало их зубную систему воздействию естественного отбора.

Другие исследователи, например, Р. Вофре (Vaufrey, 1955), склонны объяснить сходство в строении зубов результатом конвергентного развития различных по происхождению слонов в связи с их приспособлением к питанию сходной по характеру растительной пищей.

Мне представляется, что правы и те и другие исследователи. Так, на самых ранних этапах эволюции слонов, в силу относительной консервативности климатических и ландшафтных условий, отбор, по-видимому, не шел по пути перестройки зубной системы, которая и сохраняла свое первоначальное, архаическое строение (гомеоморфное развитие). Перестройка зубной системы наступает у слонов позднее, когда под воздействием изменившихся климатических условий меняется и состав растительной пищи. Здесь вполне возможно допустить конвергентность в развитии зубной системы в результате приспособления

* Еще раньше Х. Матсумото (Matsumoto, 1929) включил плосколобого слона, вместе со стегодонтами, в установленный им род Parastegodon. Типовым видом этого рода является Stegodon aurorae Matsumoto, относящийся к подсемейству Stegodontinae; плосколобый же слон является представителем подсемейства Elephantinae и потому не может быть отнесен к роду Parastegodon (Дуброво, 1964а).

разных по своему происхождению слонов к питанию сходной растительностью.

Примером конвергентного развития зубной системы являются фанагорийский слон Phanogoroxodon mammontoides Garutt из отложений позднего плиоцена (?) р. Псекупс (Гарутт, 1957, 1958) и прогрессивная форма южного слона Archidiskodon meridionalis tamanensis Dubrovo. Оба слона при большом сходстве в строении зубов резко отличаются по краниологическим признакам. Более поздняя, прогрессивная форма фанагорийского слона из рисс-вюрмских галечников р. Эмшер (ФРГ), на основе данных строения зубов, была ошибочно отнесена П. Зигфридом (Siegfried, 1956) к потомку южного слона — трогонтериевому слону (табл. V).

Сопоставление двух находок черепов фанагорийского слона: примитивного, из плиоценовых (?) отложений С. Кавказа и позднего, прогрессивного из позднего плейстоцена Зап. Европы, свидетельствует о том, что в Европе, наряду с представителями филогенетической линии Archidiskodon — Mammuthus параллельно существовала еще одна самостоятельная линия — фанагорийских слонов Phanagoroloxodon. Представители этих линий, обитая на протяжении одного и того же отрезка времени на одной территории, в условиях сходного изменяющегося ландшафта, последовательно вырабатывали в строении своих зубов сходные адаптивные признаки (табл. VI).

Е. Вюст (Wust, 1901) и В. Зёргель (Soergel, 1913) в результате исследования больших серий зубов трогонтериевого и лесного слонов раннеплейстоценовых отложений Зюссенборна и Мосбаха устанавливают факт сходства в строении их зубов. Однако эти исследователи объяснили подобное сходство не конвергентностью развития, а общностью происхождения трогонтериевого и лесного слонов от единого предка — южного слона. В настоящее время, когда стали известны черепа этих слонов, данную точку зрения следует признать ошибочной: несмотря на внешнее сходство в строении зубов, слоны эти сильно различаются по краниологическим признакам, а потому лесной слон не мог быть потомком слона южного (Matsumoto, 1929; Дуброво, 1960; Гарутт, 1957а, 1958; Garutt, 1964, и др.).

С критикой ошибочной теории Е. Вюста — В. Зёргеля выступили ряд исследователей, в частности Б. А. Спульский (1916, стр. 9—10), который писал следующее: «Принимая во внимание, что Elephas trogontherii и Elephas antiguus имели в Европе одинаковое географическое распространение, то они были современниками и нередко попадали в одинаковые условия, мы должны допустить наличие сходимости признаков обоих видов. Это относится в особенности к коренным зубам, подверженным наибольшим изменениям. Два соответствующих зуба двух разновидностей, но принадлежащим разным видам, могут обнаружить поразительное сходство между собой».

Итак, данные строения коренных зубов слонов дают потенциальную основу как для установления порядкового номера (генерации) зуба, так и его систематической принадлежности. Имеющие место явления гомеоморфности и параллелизма в развитии зубной системы, а также трансгрессия цифровых выражений признаков, хотя и нарушают стройность системы, но не являются непреодолимым препятствием для определения слонов по их зубам.

ЛИТЕРАТУРА

Агапов, Невский. 1934. Опыт пломбирования бивня слона. Бюлл. зоопарков и зоосадов СССР, 11—12, М.: 27—36.

Алексеева Л. И., В. Е. Гарутт. 1965. Новые данные об эволюции слонов рода Archidiskodon. Бюлл. Комис. по изуч. четвертич. пер., 30, М.: 161—166.

Байгушева В. С. 1971. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (Северо-Восточное Приазовье). Тр. Зоол. инст. АН СССР, 49, Л.: 5—29.

Бенедикт Ф. Г. 1936. Питание слона. Вопросы питания, 4, М.: 14—20.
Богачев В. В. 1924—1925. Новые материалы к истории третичных слонов в Юго-Восточной России. Изв. Азерб. унив., 3, Баку: 99—121.
Вангенгейм Э. А. 1961. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогеновых отложений севера Восточной Сибири. Тр. Геолог. инст. АН СССР, 48: 1—182.
Верещагин Н. К. 1957. Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского полуострова. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 22: 9—74.
Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. Изд. АН СССР. М. — Л.: 1—703.
Верещагин Н. К. 1960. Заболевание зубов у якутских мамонтов (палеонтологические данные). Бюлл. Комис. по изуч. четвертич. пер., 24, М.: 109—111.
Гааке В. 1896. Происхождение животного мира. Изд. «Просвещение». СПб: 1—643.
Габуния Л. К. 1969. Вымирание древних рептилий и млекопитающих. Тбилиси: 1—233.
Габуния Л. К., Векуа А. К. 1963. Ископаемый слон из Тарибаны. Тбилиси: 1—68.
Гарутт В. Е. 1946. Опыт пластической реконструкции внешнего облика шерстистого мамонта. Вестник Ленинградск. гос. унив., 3: 138—140.
Гарутт В. Е. 1954. Южный слон Archidiscodon meridionalis (Nesti) из плиоцена северного побережья Азовского моря. Тр. Комис. по изуч. четвертичн. пер. 10, 2, М.: 1—76.
Гарутт В. Е. 1957. О новом ископаемом слоне Phanagoroloxodon mammontoides gen. et sp. nov. с Кавказа. Докл. АН СССР, 112, 2, М.: 333—335.
Гарутт В. Е. 1957а. Новые данные о древнейших слонах рода Protelephas gen. nov. Докл. АН СССР, 114, 1, М.: 189—191.
Гарутт В. Е. 1958. Фанагорийский слон (Phanagoroloxodon mamontoides gen. n. et sp. n.) и пути филогении в семействе слоновых. Зоол. журн., 37, 20, М.: 1541—1554.
Гарутт В. Е. 1965. Ископаемые слоны Сибири. В кн. «Антропогеновый период в Арктике и Субарктике». Тр. н.-и. инст. геологии Арктики, 143, М: 106—130.
Гарутт В. Е. 1966. Отр. Proboscidea, сем. Elephantidae. В кн.: Млекопитающие эоплейстоцена Западного Забайкалья. Тр. Геолог. инст. АН СССР, 152, М.: 47—58.
Гарутт В. Е. 1972. Скелет хозарского мамонта Mammuthus cf. chosaricus Dubrovo из среднеплейстоценовых отложений р. Орья (басс. Камы). В кн.: Вопросы стратиграфии и корреляции плиоцен. и плейстоцен. отложений сев. и южн. части Предуралья, 2, Уфа: 35—55.
Гарутт В. Е. 1972а. Современный слон Африки и вопрос о происхождении подсемейства Elephantinae. Тез. докл. Отчетной научн. сессии Зоол. инст. АН СССР, Л.: 8—9.
Гарутт В. Е., В. Б. Дубинин. 1951. О скелете Таймырского мамонта. Зоол. журн., 30, М: 17—23.
Гарутт В. Е., Л. И. Алексеева. 1964. Новые данные об эволюции слонов рода Archidiscodon. Тез. докл. Всес. совещ. по изуч. четвертичн. периода. Новосибирск: 7—8.
Головко В. П. 1958. Півенний мамонт Elephas primigenius jatzkovi subsp. nov із элювію р. Чичиклії коло села Олексіівки. Праці Одеського Держ. унів. Рік XCIV, 148, Одесса: 315—320.
Громов В. И. 1948. Палеонтологическое и археологическое обоснование стратиграфии континентальных отложений четвертичного периода на территории СССР (млекопитающие, палеолит). Тр. инст. геолог. АН СССР, 64, геолог сер. 17, М.: 1—520.
Громова Вера. 1964. К методике изучения зубов ископаемых слонов. Бюлл. Комис. по изуч. четвертичн. пер., 29, М.: 165—167.
Громова Вера. 1965. Краткий обзор четвертичных млекопитающих Европы (опыт сопоставления). Изд. АН СССР, М.: 1—142.
Давиташвили Л. Ш. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М. — Л.: 1—575.
Дарлингтон Ф. 1966. Зоогеография. Географическое распространение животных. М.: 1—518.
Дуброво И. А. 1960. Древние слоны СССР. Тр. Палеонтол. инст. АН СССР, 35: 1—78.
Дуброво И. А. 1963. О систематическом положении Elephas wüsti Палеонтол. журн., 3 : 95—102.
Дуброво И. А. 1963а. Anancus arvernensis (Croizet et Jobert) с Таманского полуострова. Бюлл. Комис. по изуч. четвертичн. пер., 28, М.: 158—161.
Дуброво И. А. 1964. Слоны рода Archidiskodon на территории СССР. Палеонтол журн., 3 : 82—94.
Дуброво И. А. 1964а. К вопросу о существовании Protelephas на территории СССР Сообщ. Акад. наук ГрузССР, 34, 3. Тбилиси: 599—603.

Дуброво И. А. и Байгушева В. С. 1964. Слоны хапровского фаунистического комплекса (по материалам Ливенцовского карьера). Бюлл. Московск. общ. испыт. природы. Отд. геол., 39 (5): 133—136.
Иванова И. К. 1965. Геологический возраст ископаемого человека. Изд. АН СССР, М.: 1—192.
Иванова И. К. 1972. Ископаемые гоминиды и нижняя граница четвертичного периода (антропогена). Международн. коллоквиум по проблеме «Граница между неогеном и четвертичной системой». Сб. докл., II. М.: 117—133.
Корневен и Лесбр. 1932. Распознавание возраста по зубам и производным эпителия. М. — Л.: 1—213.
Кригер Н. И. 1962. Четвертичные отложения Африки и Передней Азии. Изд. АН СССР, М.: 1—142.
Невский. 1935. Отпиливание бивней у слона. Бюлл. Зоопарков и зоосадов СССР, 8/9. М: 37—39.
Павлова М. В. 1910. Послетретичные слоны из разных местонахождений России. Ежег. по геолог. и минералог. России, т. 11, вып. 6—7, СПб.: 25—28.
Павлова М. В. 1929. Палеозоология. Ч. 2. Позвоночные. М. — Л.: 1—230.
Северцов А. Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М. — Л.: 1—610.
Спульский Б. А. 1916. Ископаемые слоны ледниковой эпохи Юго-западной России. Зап. Киевск. общ. естествоиспыт., 25, 1. Киев: 153—172.
Хохлов Н. 1968. Патрик, сын Эрнеста. «Известия» 27 июня.
Шмальгаузен И. И. 1968. Факторы эволюции. М.: 1—451.
Щеглова В. В. 1961. К вопросу о различиях в коренных зубах разного порядкового номера у мамонта. Докл. Акад. наук БССР, 5, 10: 465—469.
Щеглова В. В. 1963. О фауне антропогеновых млекопитающих Белоруссии. Палеонтология и стратиграфия БССР, 4, Изд. АН БССР, Минск: 216—244.
Яцко И. Я. Скелет Elephas wüst. M. Pawl. из террасовых отложений Хаджибейского лимана вблизи г. Одессы. Праці Одеського Держ. Унив., 11, 2(54): 49—84.

Abel O. 1911. Grundzüge der Palaeobiologie der Wirbeitiere. Stuttgart. E. Schweirerlartshice Verlagsbuchhandlung, Stuttgart: 1—708.
Abel O. 1929. Paläobiologie und Stammesgeschichte. Jena: 1—423.
Adam K. D. 1948. Das Backzahngebiss des Elephas antiquus Falconer von der unteren Mürr (Württemberg). Diss. techn. Hochsch. Stuttgart: 1—72.
Adams A. Leith. 1877—1881. Monograph of the British Fossil Elephants. Paleontol. Soc. 26. London: 1—265.
Aguirre E. E. 1968, 1969, 1969a. Revision sistematica de los Elephantidae por su morphologia y morfometria dentaria. Estudios Geologicos. Primera parte — XXIV: 109—167 (1968); Segunda parte. XXV: 123—177 (1969); Tercera parte — XXV: 317—367 (1969a). Instituto «Lucas Mallada». Madrid.
Aguirre E. E. 1969b. Evolutionary history of the Elephant. Science. 164: 1366—1376.
Arambourg C. 1952. Noote préliminare sur quelques Eléphants fossiles de Berbérie. Bull. Mus. Nat. Hist. 2 serie, XXIV, 4. Paris: 407—418.
Arambourg C. 1970. Les Vertébrés Pleistocène de l'Afrique du Nord. Archives du Mus. National d'Hist. Nat. 7 ser., X. Paris: 1—126.
Beurlen K. 1933. Von Aussterben der Tiere. 2. Das Gepräge der aussterbenden Tiergruppen. Natur und Museum, 3 Stuttgart: 55—63.
Bolk L. 1919. Zur Ontogenie des Elefantengebisses (Odontologische Studien, III). Verl. Wiss. Nat. Afd. k. Akad. Wet., XXVII. Amsterdam: 1056—1069.
Bonnefille R., Chavaillon J., Coppens I. 1970. Résultat de la nouvelle mission de l'Omo (3-e campagne 1969). R. S. Acad. Sci. Paris: 924—927.
Bond G. 1963. Environments of East and Southern Africa since the mid-tertiary. S. Afric. Journ. Sci 59, 7: 26—35.
Cooke H. B. S. 1960. Further revision of the Fossil Elephantidae of Southern Africa. Palaeontol. Africana, VII: 46—58.
Coppens Y. 1972. Un nouveau Proboscidien du Pliocene du Tchad, Stegobelodon schneideri nov. gen. nov. sp. et le phylum des Stegotetrabelodontinae. Comptes Rendus de l'Acad. Sci., 1974. Paris: 2962.
Cornwell I. W. 1956. Bones for the archeologist. Phoenix House Ltd. London: 1—255.
Corse I. 1799. Observations an the Manners, Habits and Natural History of the Elephant. Observations of the different species of Asiatic Elephants, and their Mode of Dention. Philosophical Transactions Roy. Soc. London, 89: 205—236
Dietrich W. O. 1951. Daten zu den fossilen Elefanten Africas und Ursprung der Gattung Loxodonta. Neuen Jahrbuch für Geolog. u. Paläontolog. Abhandlungen, 93, 3, Berlin: 325—378.
Dietrich W. O. 1958. Übergangsformen des Südelefanten (Elephas meridionalis Nesti) in Altpleistozän Thuringens. «Geologie» Tg. 7, 6: 79—82.
Driak F. 1937. Anatomical and histological examination of the structure and development of the elephant molar. Journ. Dent. Res., 16: 73—80.
Falconer H. 1857. On the Species of Mastodon and Elephant occuring in the fossil state in Great Britain. Part I. Quart. Journ. Geol. Soc. London: 307—360.

Falconer H. a. Cantley T. 1846. Fauna Antiqua Sivalensis, being the Fossil Zoology of the siwalix Hills in the North of India. Part I. London: 1—64.
Frade F. 1955. Ordre des Proboscidiens Denture. Traité de Zoologie. XVII, fasc. I. Masson — Paris: 744—752.
Flint R. F. 1959. Pleistocene climates in easten and southern Africa. Bull. of the Geol. Soc. of Amer. 70, 3: 13—22.
Friant M. 1959. A propos du développement des molares de l'Elephas meridionalis Nesti. Ann. Soc. Geol. Nord., 79, 2: 113—128.
Friant M. 1941. La regression des elements de la deuxieme denture an cours de l'evolution chez les Proboscidiens. Comptes Rendus des Séances de l'Academie des Sciences. 214, Paris: 535.
Garutt W. E. 1964. Das Mammut. Mammuthus primigenius (Blumenbach). Die Neue Brehm — Bücherei A. Ziemsen Verlag, Wittenberg, Lutherstadt: 1—140.
Gawrilenko A. 1924. Die Evolution des Karpus bei den Proboscidiern Anatomischer Anzeiger. B. 58: 218—244.
Guenther E. W. 1954. Die diluvialen Elefanten — Zähne aus dem Nord-Ostsee-Kanal. Meyniana. Veröflentlichungen aus dem Geologischen Institut der Universität Kiel. 2, Kiel: 34—69.
Guenther E. W. 1955. Missbildungen an den Backenzähnen diluvialer Elefanten. Meyniana. Veröffentlichungen aus dem Geologischen Institut der Universität Kiel. 4 Kiel: 12—36.
Guenther E. W. 1969. Die Elefantenmolaren aus Kiessen von Süssenborn bei Weimar. Paläontologische Abhandl. Abt. A. Paläozoologie, III, 3/4. Berlin: 714—734.
Guenther E. W. und Bronger A. 1962—1963. Der Fund eines trogontheroiden Elefantenmolaren in Lössprofil von Heitersheim in Südlichen Olerrheintal. Archeološki Vestnik. Brodarjev Zbornik, XIII—XIV. Slovenska Akad. Znamosti in umetnosti. Ljubljana: 211—222.
Hooijer D. A. 1953. Milk molars and premolars of Archidiskodon celebensis Hooijer. Zoolog. Mededelingen. Uitgeven door het Rijksmuseum van Naturrlijke Historie te Leiden. XXXII, 2: 211—231.
Hooijer D. A. 1955. Fossil proboscidea from the Malay archipelago and the Punjab. Zoologische Verhandelingen, 28. Leiden: 1—146.
Johnson O. W. and Buss I. O. 1965. Molariform teeth of male African Elephants in relation to age body dimensions and growth. Journ. Mammalogy. 46, 3: 373—384.
Kahlke H. D. 1972. Ausgrabungen in aller Welt. Urania-Verlag. Leipzig — Jena — Berlin: 1—224.
Koenigsvald G. H. 1950. Ein Elephant der planifrons Gruppe aus dem Pliocaen West-Tavos. Eclog. Geolog. Helvet 43, 2, Basel: 268—274.
Krischnan M. S. 1949. Geology of India and Burma. The Madras Law Journal office. Madras: 1—322.
Kubiak H. 1965. Przyklady anomalii w uzebienin sloni kopainych. Folia Quaternaria. 19. Polska Akad. Nauk. Krakow: 45—61.
Lankester E. Ray. 1909. Extinct animals. London: 1—331.
Lull 1908. The evolution of the Elephant. Amer. Journ. Sci. (4), XXV: 169—212.
Maglio V J. 1970. Early Elephantidae of Africa and Tentative Correlation of African Plio-Pleistocene Deposits. Nature, 225, N 5230: 328—332.
Maglio V. I. 1972. Evolution of mastication in the Elephantidae. Evolution. 26, 4: 638—658.
Maglio V I. 1973. Origin and evolution of the Elephantidae. Trans. of the Amer. Philosoph. Soc. New ser. 63, 3. Philadelphia: 1—149.
Matsumoto H. 1929. On Parastegodon matsumoto and Its Bearing on the Descent of earlier Elephants. Rept. Tohoku Imp. Univ. (2), Geology, XIII, I: 13—15.
Morrison Scott T. C. S. 1937. Naturally shed elephant molars Proc. Linn. Soc. London, 149 (pt. 1): 40—42.
Morrison-Scott T. C. S. 1939. On the occurence of a presumed first milk-molar (m.m. I) in African elephant. Proc. Zool. Soc. London (B) 108: 711—713.
Morrison-Scott T. C. S. 1948. A revision of our Knowledge of African Elephant's teeth with notes on Forest and «Pygmy» Elephants. Proc. Zool. Soc. London, 117 (part 2—3): 505—527.
Musjl R. 1968. Die Mammutmolaren von Predmost (ČSSR) Paläontologische Abhandlungen. Abt. A. Paläozoologie, III, I. Berlin: 1—191.
Osborn H. F. 1930. The Romance of the Woolly Mammoth. Nat. Hist., XXX, 3: 227—241.
Osborn H. F. 1942. Proboscidea, a monograph of the discovery, evolution, migration and extinction of the mastodonts and elephants of the World, 2. New-York: 803—1675.
Pavlow Marie. 1910. Les Elephants fossiles de la Russie. Nouveaux Mémoires de la Soc. Impériale des Natur. de Moscou, XVII. Moscou: 1—56.
Petrocchi C. 1943. I giacimento fossilifero di Sahabi. Coll. Scient. Docum. a Cura (Min. A. I., IX): 1—12.

Perry I. S. 1954. Some observations on growth and tusk weight in male and female African elephants. Proc. Zool. Soc. London, 142: 97—104.
Pohlig 1885. Ueber eine Hipparionen-Fauna von Maragha in Nordpersien. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges., XXXVII, IV: 1022—1027.
Poontier G., and R. Anthony. 1933. Presence d'une premolaire chez l'Elephas imperator Leidy. C. R. Acad. Sci. 196. Paris: 1686—1687.
Röse C. 1894. Das Zahnsystem der Warbeltiere. Morphol. Ergebn. Anat. 44: 173—194.
Sahni M. R. and E. Khan. 1961. Recent finds of shivalik vertebrates. On a Complete Dentition of a Young Stegodon insignis Falc. and Caut. Research Bull. (N. S.) Panjab Univ., 12, III—IV: 259—261.
Schaub S. 1948. Das Gebiss der Elephanten. Verhandl. Naturforsch. Gesellschaft Basel, LIX. Basel: 89—112.
Schlesinger G. 1912. Studien über die Stammesgeschichte der Proboscidien. Jahrb. Geol. Reichsanst, 62, 1, Wien: 1—6.
Siegfried P. 1956. Der Schädel eines Parelephas trogontherii von Gelsenkirchen. Paläont. Zeit., 30, 3/4. Stuttgart: 171—179.
Simpson G. G. 1945. The principles of classification and a classification of Mammals. Bull. Amer. Museum Nat. Hist., 85. New-York: 1—350.
Soergel W. 1913. Elephas trogontherii Pohl. und Elephas antiquus Falc., ihre Stammesgeschichte und ibre Bedeutung für die Gliederung des deutischen Diluvium. Palaeontolog 60. Stuttgart: 1—114.
Stefanescu S. 1924. Sur la Presence de l'Elephas planifrons et de trois mutations de l'Elephas antiquus dans les couches geologiques de Roumanie. Comptes — rendus des Séances de l'Academie des Sciences. CLXXIX. Paris: 14—18.
Thenius E. 1972. Grundzüge der Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Veb. Gustav Fischer Verlag. Jena: 1—345.
Thompson D. 1942. On growth and form. Cambridge Universiti Press: 1—116.
Vaufrey R. 1955. Proboscidiens fossiles. Traité de Zoologie, XVI: 784—875.
Verheyen R. 1960. Sur la morphogenèse et le remplacement des molaires chez l'Eléphant d'Afrique (Loxodonta). Inst. Roy, Sci. Nat. Belgique. Bull. XXXVI, 49. Bruxelles: 1—18.
Weber M. 1928. Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia. II. Systematischer Teil. G. Fischer, Jena: 1—896.
Weithofer K. 1891. Die Fossilen Proboscidier des Arnotales in Toscana. Beiträge Palaeontol. Geolog. Osterreich-Ungarus. VIII: 107—240.
Wust E. 1901. Untersuchungen über das Pliozän Thüringens. Abh. naturf. Ges. Halle, XXIII: 17—352.
Zittel K. 1911. Grundrüge d. Palaeontologie. II: 1—799.
Young C. C. 1951. Main vertebrate horisons in China, their geological and geographical distribution, faunistic character and correlation. Report of XVIII Sess. Intern. Geol. Congress, XI, London: 47—102.

ПЕРВАЯ НАХОДКА МАМОНТА В ПОДМОРЕННЫХ СЛОЯХ НА КОЛЬСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

С. А. Стрелков

Кольский филиал АН СССР

Как известно, на Балтийском щите чрезвычайно редко находят кости мамонта и других животных позднепалеолитического комплекса. На Кольском полуострове, часто посещаемом исследователями, до сих пор была известна единственная находка геологом В. К. Зайцевым позвонка, зуба и бивня (?) мамонта в районе Кольского залива (Никонов, Никонова, 1965).

В 1973 г. по Терскому (южному) берегу полуострова была проведена геологическая экскурсия, в которой приняли участие В. Блейк-Младший (Канадская геологическая служба), С. А. Стрелков (Кольский филиал АН СССР) и М. Гросвальд (Институт географии АН СССР). Во время работы на обнажении морских подморенных отложений на р. Варзуге, в 4 км ниже одноименного села (у Клетного порога) были найдены остатки мамонта: два зуба, фрагменты передней части черепа и трубчатых костей (фиг. 1).

Остатки мамонта залегали *in situ* на высоте 5 м над ур. реки (в 1,5 м выше предела половодья). Доказательством непереотложен-

ности останков является совместное нахождение различных частей черепа животного на расстоянии не более 1 м одной части от другой. Вмещающая порода — суглинки, содержащие раковины морских моллюсков, морские фораминиферы и диатомовые водоросли, включения мелких неопределимых растительных остатков и рассеянную гальку. Облик осадков, состав фауны и их стратиграфическое положение под слоем морены, вскрытой в верхней части обнажения, позволяют с достоверностью считать их морскими, точнее прибрежно-морскими отложениями, образовавшимися до наступления последнего ледникового покрова.

В составе морской фауны преобладают аркто-бореальные формы, но встречаются виды, не обитающие ныне в Белом море. Это указы-



Рис. 1. Зуб мамонта из обнажения на р. Варзуге.

вает на более высокие температуры воды, чем современные. Сравнение спорово-пыльцевых спектров, полученных из разреза, с современными, свидетельствует о том, что побережье моря было покрыто лесами из березы, ели и сосны. Возможно, впрочем, что область верхнего течения р. Варзуги располагалась в зоне лесотундры или тундры.

Изложенные данные свидетельствуют о том, что мамонт обитал в ландшафтных условиях межледниковья. Можно полагать, что остатки животного были вынесены рекой или речным льдом в эстуарий и захоронены в прибрежно-морских осадках.

К сожалению, вопрос о времени обитания мамонта остается спорным, поскольку возраст вмещающих пород является в настоящий момент предметом дискуссии.

Подморенная (или межморенная) толща на побережьях Кольского полуострова состоит из двух пачек слоев. Нижние глинистые слои мощностью до 10 м, к которым приурочена находка мамонта на р. Варзуге, уже вкратце охарактеризованы нами. На них лежит хорошо выраженный песчано-валунный горизонт, отражающий размыв, возможно, вплоть до осушения территорий. Выше залегают преимущественно песчаные слои мощностью 8—15 м, образованные, судя по бедным органическим остаткам, в климатических условиях более холодных, нежели современные.

Длительное время обе пачки морских слоев рассматривались как отложения бореальной трансгрессии (Лаврова, 1960). Первые результаты определения абсолютного возраста отложений по C^{14} по ракови-

нам моллюсков из обоих пачек слоев дали конечные цифры от 34 тысяч до 46 тысяч лет (Евзеров, Кошечкин, Стрелков, 1973). Однако следующий отсюда вывод о средневюрмском возрасте обеих пачек осадков (Гудина, Евзеров, 1973) не вяжется с межледниковым обликом фауны из нижних слоев и межстадиальным — из верхних. Напротив, предположение о том, что нижние суглинистые слои — межледниковые (бореальные), — а верхние — межстадиальные средневюрмские (Никонов, 1966) согласуется с составом органических остатков, но ему противоречат отсутствие поздневюрмской морены в разрезах и даты возраста. Дополнительно полученная в лаборатории Канадской геологической службы цифра возраста суглинков, содержащих остатки мамонта, — старше 43 тысяч лет (GSC — 2000) — не ликвидирует неясности, хотя и является доводом в пользу предположения о бореальном возрасте нижних слоев.

В этих обстоятельствах находка мамонта могла сыграть существенную роль для уточнения стратиграфии четвертичных отложений Кольского полуострова.

Зубы мамонта, найденного на р. Варзуге, были исследованы Э. А. Вангенгейм, В. И. Громовым (ГИН АН СССР) и В. Е. Гаруттом (ЗИН АН СССР).

По заключению Э. А. Вангенгейм и В. Е. Гарутта, найденные зубы M^3 принадлежат мамонту Mammuthus primigenius Blum., предположительно его измельчавшей ранней форме. Это верхние коренные зубы с 16—17 пластинами, считая талон. Частота пластин около 9 на 10 см. Э. А. Вангенгейм заключает, исходя из логических построений, что именно подобная форма мамонта должна была характеризовать микулинское межледниковье (время бореальной трансгрессии).

В. И. Громов дополнительно указывает, что зубы принадлежат очень старой самке животного, что все зубные пластины затронуты стиранием и что, вероятно, 5—6 пластин полностью резорбированы. По мнению В. И. Громова, эта мелкая форма мамонта должна была обитать не позднее второй половины верхнего плейстоцена, т. е. не позднее 30 тысяч лет назад.

Таким образом, изучение морфологических особенностей зубов мамонта, найденных на р. Варзуге, привело к повторению дилеммы: возраст находки — либо рисс-вюрмский (ориентировочно 80—100 тысяч лет), либо средневюрмский (22—30 тысяч, возможно до 48—50 тысяч лет назад).

Как сообщила Э. А. Вангенгейм, в СССР до сих пор не было эталонных находок зубов мамонта in situ ни в достоверно установленных рисс-вюрмских слоях, ни в средневрюмских, поэтому сравнительный материал отсутствует.

Для того, чтобы найденные на р. Варзуге зубы мамонта стали эталоном для того или иного стратиграфического горизонта позднего плейстоцена в СССР, необходимо детальное комплексное исследование разрезов в районе села Варзуга на Кольском полуострове, что начато с 1975 г. В настоящее время пока представляется более вероятным, что мамонт в бассейне р. Варзуги обитал во время бореальной (эемской трансгрессии), происходившей во второй половине рисс-вюрмского (микулинского) межледниковья. Весьма вероятно, что к этому времени относится и часть находок костей мамонта, известных в Скандинавии.

Вторым интервалом времени, когда на Кольском полуострове могли обитать мамонты, является средневюрмский межстадиал. Об этом свидетельствуют находки мамонта в Норвегии, датируемые в 20—46 тысяч лет (Heintz, 1974).

После исчезновения последнего ледникового покрова мамонты, видимо, не успели проникнуть с востока на Кольский полуостров в связи с тем, что приледниковые водоемы, окружавшие глыбу льда в депрес-

сии Белого моря, представляли для крупных млекопитающих непреодолимое препятствие. Единственная упомянутая в начале заметки находка в Кольсков заливе не имеет достоверной стратиграфической привязки. Не выявлено следов обитания мамонтов и в голоцене севера Скандинавии.

ЛИТЕРАТУРА

Гудина В. И., Евзеров В. Я. 1973. Стратиграфия и фораминиферы верхнего плейстоцена Кольского полуострова. Изд. «Наука», Новосибирск, 1—122.

Евзеров В. Я., Кошечкин Б. И., Стрелков С. А. 1972. Хронология морского плейстоцена и голоцена северо-востока Балтийского щита. В сб.: «Стратиграфия и седиментология четвертичного периода». Изд. «Наука», М., 30—36.

Никонов А. А. 1966. Стратиграфия и палеография антропогена Кольского полуострова и прилежащих областей. В кн.: «Верхний плейстоцен». Изд. «Наука», М., 90—105.

Никонов А. А., Никонова К. И. 1965. Об остатках мамонта в Фенноскандии и их палеогеографическом значении. Изв. Всес. геогр. об-ва, 97, 3, 176—179.

Лаврова М. А. 1960. Четвертичная геология Кольского полуострова. Изд. АН СССР, М. — Л., 1—233.

Heintz A. 1974. Two new finds and two new age-determinations of mammoths from Norway. «Norsk geol. tidsskr.», 54, 2: 203—205.

БИЗОНЫ СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ СИБИРИ

К. К. Флёров

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР

Время исчезновения бизонов на северо-востоке Азии исчисляли, до последнего времени, многими тысячелетиями. Обычно считали, что бизоны вымерли в Сибири во время последнего оледенения, т. е. не позднее 12 000 лет назад. Теперь, в связи с целым рядом последних находок, время это значительно приблизилось к нашим дням. Выяснилось не только то, что сибирских бизонов отделяет от нас не больше двух тысяч лет и может быть и много меньше, но стал хорошо известен их облик, экстерьер, волосяной покров, окраска и другие детали строения, так же, как их палеонтологическая история и систематическое положение.

Многие черепа, кости посткраниального скелета и мумифицированные остатки трупов из вечной мерзлоты принадлежат животным совершенно не отличимым от ныне живущего в Канаде лесного бизона. Стали хорошо известны и более древние предки этих современных бизонов.

В 1971 году охотником Х. М. Стручковым на правом берегу р. Индигирки, в местности Мылахчын, в 45 км ниже поселка Белогорск, был обнаружен труп молодой самки $2^1/_2$ лет. Он найден в основании обнажения высотой в 40 м. Мумия была извлечена из мерзлоты старшим научным сотрудником Института геологии Якутского филиала Академии наук СССР Б. С. Русановым, при участии младшего научного сотрудника того же института П. А. Лазарева. Передняя часть бизона была сильно повреждена ледяным клином, задняя хорошо сохранилась. Полностью сохранился весь волосяной покров, причем окраска совершенно не изменилась. Об этом можно судить, как по состоянию и распределению ее на разных частях тела, так и по ее полной идентичности с окраской современных лесных бизонов Bison priscus athabascae Rhoads. Сохранился скелет, мышцы, кожа и даже некоторые внутренние органы. Череп сильно разбит, но нижняя челюсть совершенно цела, роговых чехлов нет. Полностью сохранился хвост с концевой кистью и копыта левой передней ноги.

По данным спорово-пыльцевого анализа и геологическим исследованиям возраст индигирского бизона определяется временем последнего, Сартанского оледенения. Абсолютный возраст по определению сотрудника Института геологии и геофизики Сибирского отделения Академии наук СССР, Л. В. Фирсова 29 500±1000 лет (СОАН — 1007).

В 1952 г. на Аляске была также обнаружена мумия молодой самки бизона (около $2^1/_2$ лет), абсолютный возраст которой, по C^{14}, определяется в 11 950±135 лет (st 1633). Бизонка найдена в формации Goldstream Muck на Файрбэнкс Крик близ Файрбэнкса. Мумия, за исключением части, использованной для анализа на абсолютный возраст по C^{14}, была высушена и находится в Американском Музее Еестественной Истории в Нью-Йорке (Field № 630—2117). Сведения эти, а также часть эпидермиса и волос были присланы доктором Т. Певе (Chairman Department of Geology, Arizona State University, Tempe, Arizona) В. Е. Гарутту, который любезно передал остатки мне. Краткое описание этого бизона и цветные слайды я получил от доктора М. К. Мк. Кенна (Отдел палеонтологии позвоночных Американского музея Естественной истории, Нью-Йорк). Оно приводится мною ниже. Сравнение описания, изображений и волос аляскинского бизона с индигирским экземпляром показали полную идентичность обоих животных, которые относятся к поздне-плейстоценовому и ранее голоценовому подвиду Bison priscus occidentalis (Lucas).

Ранне-плейстоценовая история бизонов в Восточной Сибири пока еще недостаточно прослежена. Известные находки, которые могут быть отнесены к ранним формам — Bison schoetensacki, найдены в Минусинской котловине. Что же касается более северных и северо-восточных районов Сибири, то один экземпляр мозгового черепа, с обоими роговыми стержнями, из бассейна Вилюя, видимо относящийся к этому виду, не датирован геологически. Возраст других находок с Колымы и Индигирки также недостаточно выяснен.

Все сибирские остатки, которые могут быть отнесены к Bison schoetensacki, принадлежат животным значительно более крупным и массивным, чем европейские типичные бизоны Шётензака, и, вероятно, должны быть выделены в качестве самостоятельной сибирской расы этого вида. Имеющиеся сейчас материалы недостаточны для серьезного диагностирования этой новой расы.

Гораздо лучше известны бизоны среднего и позднего плейстоцена и голоцена. Они относятся к трем последовательно сменяющим друг друга расам Bison priscus.

В последнее время, вследствие многочисленных находок целых черепов, скелетов, а также трупов из вечной мерзлоты Восточной Сибири и Аляски, внешний облик поздних Bison priscus стал достаточно хорошо известен. Что касается длиннорогих, более ранних форм, то о них имеются только экстерьерные данные, основанные на исследовании полных скелетов.

В пределах огромного ареала распространения Bison priscus разные расы экологически очень сильно отличались друг от друга. Среди них были лесные, лесо-тундровые, лесо-степные и настоящие степные формы. Поэтому, также и пищевой режим был различен. Различны были и соответствующие морфологические приспособления.

Bison (Bison) priscus crassicornis (Richardson).

Bison crassicornis Richardson, 1854, Zoology of the voyage H. M. S. «Herald», pp. 40—42, pl 9, figs 1, 2, 3, 4.

Bison alaskensis Rhoads, 1897, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, vol. 49, pp. 490, 491.

Bison primitivus Hilzheimer, 1909, Fahresh. Ver. Vater. Naturk., Würtemberg, Bd 65, ss. 254—256.

Bison europaeus lenensis Hilzheimer, 1910, Sitzber. Gesellsch. Naturf. Er., Berlin, N 4, ss. 143—145.

Bison occidentalis primitivus Hilzheimer, 1918, Arch. Naturgesch., v. 84, div. A, N 6, p. 60.

Bison occidentalis curvicornis Matsumoto, 1927, Sci, Rept. Tohoku, Imp. Univ., Sendai, ser. 2 (Geol.), v. 10, N 3, pp. 52—55.

Bison priscus longicornis Gromova, 1935, Тр. Палеозоолог. инст. АН СССР, т. 4, стр. 137—147 (partim).

Bison priscus deminutus Gromova, 1935, Тр. Палеозоолог. инст. АН СССР, т. 4, стр. 141 (partim).

Bison (Bison) praeoccidentalis Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, pp. 149, 174—176 (partim).

Bison (Platycerobison) geisti Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 89, pp. 150, 199—201.

Bison (Parabison) exiguus harbinensis Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., v. 89, pp. 212, 224—225.

Leptobison hanaizumiensis Matsumoto et Mori, 1955, Zool. Mag., vol. LXV, p. 243, figs. 4—5.

Лектотип. — ♂, ad. Мозговая часть черепа с роговыми стержнями (обломанными), Eschscholtz Bay, Canada. British Museum (Natural History, N 1-A.

Распротранение. — Северная часть Азии, восточнее Енисея, Аляска, Канада. Форма, обитавшая в суровых условиях лесо-тундры или холодных лесо-степей и криволесья. Признаки, характеризующие ее, указывают на приспособления к холодному климату (большая ширина и объем носовой полости и пр.).

Геологический возраст. — Конец миндель-рисса — начало вюрма.

Описание. — Размеры очень крупные, такие же, как у типичного Bison priscus priscus. Размеры черепа лишь немного меньше, чем у B. priscus gigas, но рога значительно короче и сильно загнуты. Расстояние между концами роговых стержней 800—1360 мм. Роговые стержни полого сильно изогнуты в стороны и вверх дугообразно. Они в большинстве случаев направлены вбок и назад, затем вверх, так, что концы обычно выступают назад на затылок и находятся выше лба. Череп широкий в области лба, предглазничные впадины отсутствуют или очень слабо выражены. Лицевой отдел черепа широкий и укороченный, длина от заднего края nasalia (от nasion) до переднего края intermaxallaria приблизительно равна наименьшей ширине лба между орбитами и роговыми стержнями (обычно меньше, иногда немного больше, на 2—3 см). Nasalia укороченные, расширены сзади в области шва между передними концами лобных костей и слезными и суживаются кпереди. Ширина лба наименьшая между орбитами и роговыми стержнями 250—335 мм.

Экстерьерные признаки, которые частично выявлены по скелету, очень сходны с Bison priscus athabascae и во многом с B. bonasus. Голова высоко поднята, горб очень высокий, обособленный, так что линия спины имеет прогиб позади лопаток, крестец высокий, задние конечности прямые, поэтому спина не имеет пологого спуска к хвосту, конечности длинные, постав их прямой, не подобранный под туловище. Хвост умеренной длины. Вероятно, имел очень длинные волосы на лбу и между рогами, так как орбиты очень сильно трубкообразны, сильнее, чем у других Bison.

Bison priscus occidentalis (Lucas).

Gmelin, I., 1752, Reise durch Sibirian. Th. III, 8, s. 152.

Crania Buffalorum gigantea, Pallas, 1768, Novi Comment. Acad. Sci. Imp. Petrop., t. 13 (1769), pp. 460—468, pl. II, fig. 1, 2.

Aurochs, Cuvier, G., 1808, Ann. Mus. Hist. Nat., Paris, vol. 12, p. 386, pl. 34, figs 4, 5; 1812, Ossemens fossiles, vol. 4, pp. 54—59, pl. 3, figs 4, 5.

Boves pallasii Baer, 1823, De fossilibus mammalium reliquiis in Prussia, Regiomonti, Typis Hartungianis, pp. 27, 28. Nomen ablitum.

Urus priscus Bojanus, 1827, Nova Acta Acad. Caes. Leopoldino-Carolinae, v. 13, pt. 2, p. 427 (голотип Боянуса в серии, указанный как № 1, но не описанный и не изображенный).

Bos (Bison) priscus von Meyer, 1832, Palaeologica, p. 96.

Bison antiquus Leidy, Allen, 1876, Mem. Mus. Comp. Zool., vol. 4, 10, pp. 24, 25, tab. 4, U. S. Nat. Mus. N 7529 (Partim).

Bison priscus Tscherski, 1892, Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, ser. 7, vol. 40, N 1 (1893), pp. 76—85.

Bison occidentalis Lucas, 1898, Science, Ser. 2, vol. 8, p. 678.

Bison occidentalis Lucas, 1899, Proc. U. S. Nat. Mus., v. 21, p. 758.

Bison priscus Hay, 1913, Proc. U. S. Nat. Mus., vol. 46 (1914), p. 161, pl. 8, fig. 3.

Bison exiguus Matsumoto, 1915, Sci. Rept. Tohoku. Imp. Univ. Sendai, ser. 2 (Geol.), vol. 3, N 1, p. 32.

Bison priscus Hilzheimer, 1918, Arch. Naturgesch., B. 84, div. A, N 6, s. 59.

Bison priscus priscus Громова, 1935, Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 2, стр. 93—95, табл. I, фиг. 1, 2, табл. 2, фиг. 1, 2.

Bison priscus tscherskii Громова, 1935, Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 2, стр. 133—137, табл. VIII, фиг. 1, 2, 3, 4.

Bison priscus deminutus Gromova, 1935, Тр. Зоол. инст. АН СССР, т. 2, стр. 124 (partim).

Bison (Platycerobison) geisti, Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 89, pp. 150, 199—201.

Bison (Bison) praeoccidentalis Skinner and Kaisen, 1947, Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., vol. 89, pp. 149, 174—176 (partim).

Голотип. Самец. Мозговая часть черепа с цельным правым и частью левого рогового стержня. Около форта Юкон. Коллектор Сэр Джон Ричардсон. Коллекция United States National Museum, V. P. 4157.

Географическое распространение. — Восточная Сибирь на запад до Енисея, Аляска, Канада.

Геологический возраст. — Поздний плейстоцен (Средний Вюрм — средний Висконсин) до самого раннего голоцена.

Описание. — Крупные бизоны, по размерам, строению черепа и посткраниального скелета сходные с Bison priscus crassicornis. Роговые стержни массивные, но короче, чем у последнего. Расстояние между концами стержней 670—800 мм. В настоящее время, сравнительно с другими вымершими расами Bison priscus, хорошо известен по находкам из вечной мерзлоты. Экстерьерные признаки, которые выяснены по скелетам и трупам *, почти полностью сходны с ныне живущим Канадским лесным бизоном (Bison priscus athabascae) и в некоторых отношениях с зубром Bison bonasus.

Копыта. — Копыта передних конечностей сильно серпообразно изогнутые, так что концы их налегают друг на друга, наружного пальца на внутренний. С годовалого возраста на внутреннем копыте имеется площадка стирания на верхней стороне дистального конца и соответствующая площадка на дистальном конце подошвы наружного копыта. Копыта очень широкие, шире, чем у других видов Bison, слабо суживающиеся от пятки к концу, почти равной ширины по всей

* 1) Самка двух с половиной лет с Индигирки, с мышцами, кожей и полным волосяным покровом, отпавшим от кожи; 2) Самка двух с половиной лет с Аляски (описание, данное Др. МкКенна приведено в конце), часть мышц, кожи и отпавших волос; сохранились все копыта; 3) разные остатки из Сибири (описание приведено ниже).

длине. В общем, след почти округлый, у быков шире, чем у самок (рис. 1, 2).

Копыта задних конечностей, как у всех Bison, более узкие, серпообразный изгиб слабее, концы почти не налегают друг на друга. Размеры переднего копыта самки $2^1/_2$ лет: длина — 125 мм, ширина — 60 мм, общая ширина копыта по подошве — 120 мм. Соответственно у взрослых быков размеры копыт были много больше. У Канадского лесного бизона (Bison priscus athabascae**) копыта старых самцов могут достигать длины 190 мм, а ширины 175 мм. Так как Bison priscus occidentalis был еще крупнее, чем лесной канадский бизон, то и копыта у него были больше.

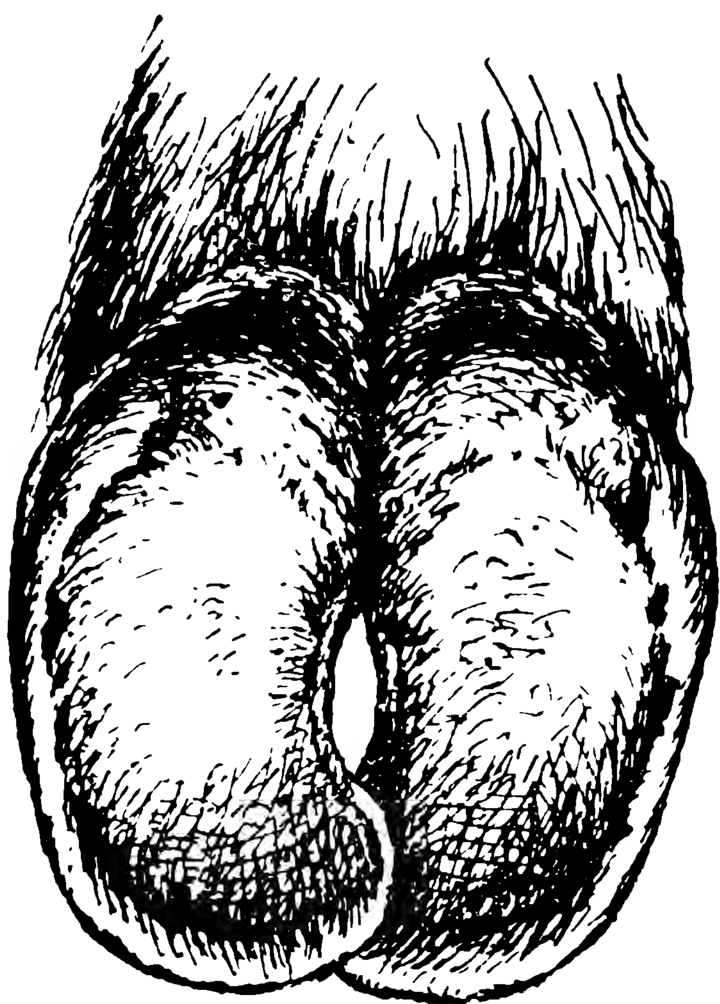


Рис. 1. Копыто левой передней ноги $2^1/_2$ летней самки, $^1/_2$ нат. вел. Bison priscus occidentalis (Lucus). Правый берег р. Индигирки местность Мылахчын, сорок километров ниже Белогорска.

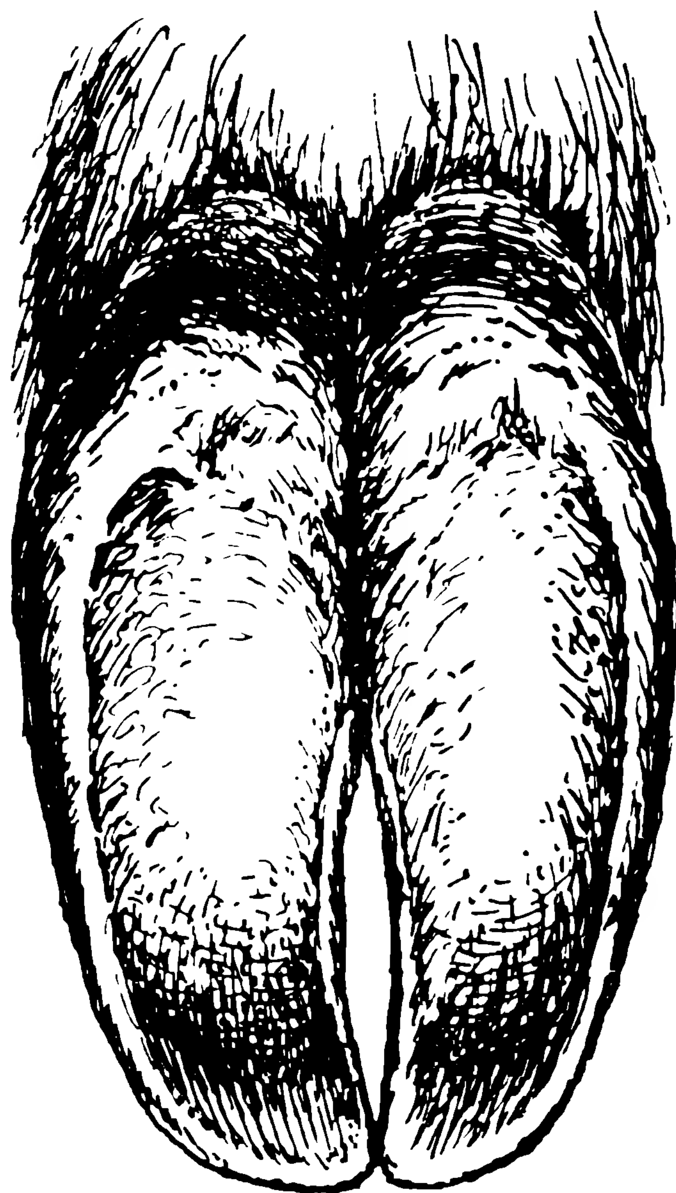


Рис. 2. Копыто левой передней ноги 16 летнего самца, $^1/_2$ нат. вел. Bison bonasus bonasus (Linnaeus).

Такое строение копыт, сходное в некоторой степени с копытами северного оленя (Rangifer), не свойственно бизонам и указывает на сходную же адаптацию. Опорная функция одна из ведущих у копытных, направлена у Bison priscus occidentalis (и в несколько меньшей степени у Bison priscus athabascae) на захват большей площади опоры при широких копытах, что необходимо при передвижении по мягким грунтам (Флеров, 1962). Отсюда следует, что рассматриваемая раса Bison priscus была хорошо адаптирована для жизни в северных таежных и лесотундровых зонах, где широко распространены характерные сфагновые ассоциации. Вместе с тем большая ширина копыт облегчает животному передвижение по смерзающимся снегам. Если бизон, вследствие своего большого веса, пробивает наст, то образующееся отверстие бывает много шире метакарпальной и метатарзальной части конечностей и поэтому не происходит ранения. Животные же с узкими копытами, лось, марал, совершенно не приспособлены к хождению по насту и постоянно получают тяжелые ранения.

Самого крупного из всех ныне живущих Bison.

Волосяной покров.* Сильно отличается на разных частях тела, но в общем мягкий, шелковистый. В зимнем меху все тело покрыто длинными волосами, кроме конечностей ниже предплечья и пятки, где волосы более короткие, прямые. На остальном теле волнистые, крупно-курчавые. Волосы на лбу и темени длиннее, чем на других частях головы, волнистые, длина до 50 см. На щеках и переносье короче (10 см) в крупных крутых завитках. Борода и подвес на нижней стороне шеи и груди очень длинные. Длина волос в бороде до 75 см, подвес шеи — 50 см. Борода плоская, слабо отграниченная от подвеса шеи. Горб и шея покрыты сильно закрученными волосами, образующими крупные до 3—4 квадратных сантиметров отдельные завитки; длина остевых волос здесь около 10 см. На предплечьях волосы длинные волнистые, но образуют на задней стороне небольшие широкие «штаны», как у Bison bison, а простой подвес, как у Bison bonasus, длина волос которого 15—17 см.

Задняя часть туловища за горбом и лопатками имеет несколько более короткий волосяной покров, особенно на верхней части. Здесь волосы имеют длину около 5—6 см. По направлению книзу волосы удлиняются. На брюхе, на передней и задней части задних конечностей, от колена до пяточного сустава, образуется подвес. На брюхе его длина около 20 см, на задних конечностях 15—20 см.

Конечности ниже метакарпального и пяточного суставов покрыты коротким почти прямым волосом, длина ости около 3,5—4 см, хвост весь от корня покрыт длинными густыми волосами, постепенно удлиняющимися дистально. Волосы в кисти хвоста, особенно у взрослых самцов очень длинные, около 60 см. Кисть состоит из многочисленных обособленных волнистых прядей, подобно Bison bonasus. На всем теле, включая конечности до копыт, и хвост густой, очень тонкий, мягкий, завитой подшерсток. Направляющие волосы слабо отличимы от остевых. Вибрисы короткие, лишь немного длиннее волос ости. Они присутствуют над верхней и под нижней губой, около ноздрей и над глазами. Ресницы жесткие, не длиннее остей.

Окраска. Многоцветная, яркая, резко изменяющаяся на разных частях тела. В полном зимнем меху, начиная с периода гона, голова темно-кофейная или черно-кофейная. Наиболее темно окрашены лицевая часть — переносье, щеки, борода, но волосы здесь имеют бурые основания, подшерсток коричневый, поэтому на голове везде сквозь темную окраску просвечивает коричневый тон. Лоб и междурожье рыже-бурые у самок. Щеки несколько светлее переносья, с примесью бурого цвета. Уши темные, черно-кофейные. Борода состоит из черных, коричневых и бурых волос. Верх шеи, горб и загривок рыжевато-охристые, яркие, светлые, светлее лба и темени. На боках шеи и плечах этот цвет постепенно переходит в красно-рыжий, вишневый, темнеющий вниз. Подвес на нижней стороне и на груди черно-кофейный, с примесью бурых волос. Часть туловища за горбом и лопатками темно-рыже- или коричнево-бурая. Плечи и предплечья темные рыжевато-вишневые. Дистальная часть передних конечностей от метакарпального («коленного») сустава вниз переходит в светлый рыже-охристый тон, сходный с загривком. Подвес на брюхе бурый, светлее боков. Верх задней части туловища в тазовой области мышиносерый с коричневым налетом, книзу постепенно переходит в коричнево-бурый, так же, как и на боках. Бедра темно-шоколадно-бурые. От пяточного сустава вниз на задних конечностях окраска светлая рыже-охристая до самых копыт,

---

* Описание волос и окраски составлено, в основном, по экземпляру из вечной мерзлоты Якутии (р. Индигирка, 45 км ниже поселка Белогорск), у которого сохранился полный волосяной покров. Кроме того, использованы разные другие материалы с Вилюя, Яны и окрестности Файрбэнкса на Аляске. Описание их дается ниже.

как и на дистальной части передних. Подвес на окороках, ниже колена и сзади над пяточным суставом светлый коричнево-бурый. Кисть хвоста темная черно-кофейная.

Подшерсток на всем теле, за исключением головы, светло-бурый или охристо-бурый.

У взрослых быков Bison priscus occidentalis окраска, видимо, была более темная, чем описанная здесь, так как описание составлено в основном по экземпляру двух с половинной летней самки. Присутствовала значительная примесь черного тона. Низы конечностей у старых животных были более темные, коричневатые.

Экстерьерные признаки. Голова высоко поднята, в естественном положении направлена мордой вперед и вниз. Горб очень велик, самая высокая его точка находится посередине, линия спины сильно прогнута позади горба (в области последних грудных и передних поясничных позвонков). Крестец высокий, задние конечности длинные, поэтому спина не имеет пологого спуска назад к хвосту. Постав конечностей прямой, не подобранный под туловище. Задние не саблистые. Хвост короткий, у самки $2^1/_2$ лет он имеет длину в 30 см. Он покрыт длинными волосами, поэтому конец кисти всегда достигает пяточного сустава, а в зимнем меху опускается значительно ниже.

Bison (Bison) priscus athabascae (Rhoads). Woodland bison

Bison americanus (Gmelin) Smith, Allen, 1876, Mem. Mus. Comp. Zool., v. 4, N 10 (partim).

Bison americanus var. Seton (Thompson), 1886, Proc. Canad. Inst., ser. 3, v. 3, p. 114.

Bison bison athabascae Rhoads 1897, Proc. Acad. Nat. Sci. Philad., v. 49, pp. 492—500.

Bos (Bison) bison athabascae Lydekker, 1898, Wild oxen, sheep and goats of all lands, pp. 5, 50, 90, 91.

Голотип. — ♂ ad. Убит индейцами в пределах 50 миль к юго-западу от форта Резолюшен, Северо-Западная территория, Канада, вероятно, в марте 1892 г. Доставлен W. Pike. Коллекция Национального Музея Канады, № 299, accesion N 92—1.

Распространение. — В настоящее время сохранился в количестве нескольких сот экземпляров в Северной части Wood Buffalo Park в Канаде. Раньше был широко распространен в Северо-Западной Канаде (лесные области), на Аляске и во всей Северо-Восточной Сибири. На запад, возможно, достигал Енисея.

Геологический возраст. — Ранний голоцен, современность.

Описание. — Крупные бизоны. Череп очень крупный, широкий, наибольшая длина 570—600 мм, средняя 580 мм; ширина лба позади орбит 280—320 мм, средняя 300 мм; ширина по задним стенкам орбит 330—390 мм, средняя 360 мм. Череп длинный и очень широкий. Носовые кости сравнительно слабо суживаются клинообразно кпереди, разница в ширине переднего и заднего отделов мала, они могут быть почти прямые. На лбу позади носовых костей большей частью имеется впадина. Роговые стержни длинные, длиннее, чем у всех остальных современных форм Bison и поздних вымерших из Северо-Восточной Сибири. Расстояние между их концами 585—740 мм, среднее — 665 мм. Роговые стержни слабо отогнуты вниз, их концы находятся выше лобной поверхности. Стержни очень толстые, диаметр по короне 80—110 мм, средний 95 мм. Основания их умеренно опущенные, так что расстояние между ними и наружным слуховым отверстием приблизительно равно или немного больше вертикального диаметра foramen magnum. Рога слабо спирально изогнуты, концы их загнуты внутрь и вверх. Sul-

cus supraorbitalis имеет ответвления на орбитальную трубку. Имеется предглазничная впадина, слабо выраженная. Глоточные бугры очень велики и длинны, ругозисты, образуют гребешки и отсростки, выдвинуты вперед и заходят внутрь хоаны значительно дальше allae magnae. Musculus longus capitis развит очень сильно в связи с очень тяжелой головой и рогами. Передние концы затылочных мыщелков впереди foramen magnum сближены, расстояние между ними около 8 мм.

Рога (роговые чехлы) очень массивные и толстые при основании, охват приблизительно на $^{1}/_{4}$ больше, чем у Bison bison и Bison bonasus. Это в значительной степени объясняется толщиной стенок рогового чехла. Обхват рогового чехла взрослого самца при обосновании у Bison priscus athabascae около 375 мм; у Bison bison и Bison bonasus — около 290 мм. Изгиб рогового чехла сильный, особенно в дистальной половине, с хорошо видной спиралью, концы их загнуты вверх и внутрь. По степени изгиба приближается к Bison bonasus bonasus.

Большая толщина стенок роговых чехлов, видимо, свойственна всем Bison priscus (по крайней мере, тем, у которых сохранились чехлы в ископаемом состоянии) и длиннорогим, и короткорогим расам. У самок Bison priscus стенки чехлов очень толсты, много толще, чем у Bison bison и Bison bonasus. У взрослых быков Bison priscus athabascae толщина стенок роговых чехлов может достигать двух с половиной и даже более сантиметров, а у вымерших длиннорогих рас еще больше. В противоположность этому, у Bison bison и Bison bonasus толщина не превышает одного или полутора сантиметров.

Возрастные изменения рогов Bison priscus athabascae протекают следующим образом. К двум годам молодые самцы приобретают почти прямые рога, резко направленные вверх и в стороны. К трем годам образуется изгиб, постепенно переходящий в спираль взрослых. У коров этой стадии прямых рогов не бывет, их рога сразу становятся изогнутыми сходно с взрослыми.

Нижняя челюсть. Ветви (pars dantalis) невысокие, ниже, чем у Bison bison, но немного выше, чем у Bison bonasus, их высота на уровне M_3 меньше длины M_2+M_3, приблизительно равна или немного больше длины M_1+M_2 (около 63 мм). Передний отдел в области симфиза высокий, вдоль шва снизу сильно выступающий гребень. Резцовая часть не расширенная, как у Bison bison, а сходна с таковой других форм Bison priscus в связи со смешанным составом кормов подобного Bison bonasus.

Копыта. — По строению вполне сходны с копытами Bison priscus occidentalis, но несколько уже.

Волосяной покров. — В основном сходен с покровом Bison priscus occidentalis. На всем теле густой, очень тонкий, шелковистый и курчавый. Более жесткие волосы в бороде, подвесе, на предплечьях и в кисти хвоста. Передняя половина покрыта очень густым курчавым волосом, особенно сильно курчавость выражена на лицевой части головы (на щеках). У быков волосы на темени и между рогами длинные, образуют большую челку, наклоненную вперед как у Bison bonasus, но большего объема. У коров челка вполне сходна с челкой зубриц. Борода маленькая, плоская. Подвес под шеей небольшой. На предплечьях волосы мало удлинены, никогда не образуют таких больших «штанов», как у степного бизона. В зимнем меху на брюхе и на задних конечностях, выше пятки, отрастает длинный подвес. Хвост зимой покрыт длинными волосами от корня, как у Bison bonasus banasus. Телята имеют хорошо выраженную курчавость на всем теле, за исключением морды и дистальных частей конечностей.

Окраска. Очень сходна с окраской Bison priscus occidentalis. В полном зимнем меху яркая многоцветная, в общем темная, более темная, чем у Bison bison, за исключением отдельных участков. Голова

черно-коричневая, без светлых мест на носу и под нижней губой. Челка и переносье у быков темно-кофейные, щеки и борода черно-кофейные. Уши, подвес на шее, груди и кисть хвоста также черно-кофейные. Верх шеи, горб и загривок рыжевато-охристые, яркие, светлые. На боках шеи и плечах эта окраска переходит постепенно в красно-рыжую или вишневую, темнеющую вниз и назад. За лопатками окраска туловища становится темной, коричнево-бурой. Дистальные части конечностей, в отличие от Bison priscus occidentalis темные.

У коров челка светлая охристо- или рыже-бурая, так же, как и верх переносья, сходно с окраской зубриц. Кисть хвоста у самок бурая или рыже-бурая.

Новорожденные телята рыже-охристые, светлые. К полугодовалому возрасту у них сильно темнеет голова, предплечья и проксимальная часть задних конечностей над пяточным суставом. Подвес под шеей и брюхом и хвост остаются светлыми. Светло окрашены также дистальные отделы конечностей ниже метакарпального и пяточного суставов. На метакарпальном суставе спереди (на «колене») темное пятно.

В годовалом возрасте телята приобретают окраску, сходную со взрослыми, но без резковыраженного рыже-охристого цвета на горбу.

Экстерьерные признаки. Конечности высокие, голова велика, высоко поднята (как у Bison bonasus). Очень высокий горб обособлен, линия спины с прогибом позади лопаток, крестец высокий, задние конечности прямые, длинные, поэтому спина, как у зубра, не имеет пологого спуска к хвосту. Постав конечностей прямой, не подобранный под туловище. Хвост короткий, короче, чем у зубра, что связано с обитанием в холодных северных областях. Кисть на конце большая, ее конец в зимнем меху достигает или почти достигает пяточного сустава.

Кроме описанных экземпляров молодых животных с Индигирки и Аляски, остатки Bison priscus occidentalis известны еще из мерзлоты Сибири.

В 1964 г. в бассейне реки Вилюя — правый берег р. Муогдаана у дер. Ерони Ю. А. Кривулиной были найдены остатки бизона с кожей и волосами. От него были сохранены только прядь волос из хвоста, кусок кожи и неполный роговой чехол без конца.

Хвостовая прядь с куском эпидермального слоя, как у современных зубров и лесных бизонов, скрученная в косичку и волнистая. Из этого следует, что у сибирских бизонов хвостовая кисть также состояла из многочисленных, обособленных, волнистых прядей. В проксимальной части сохранился тонкий, извитой подшерсток. Вся прядь состоит из очень длинных остевых волос, в общем прямых и лишь слабо изогнутых по закрученной косичке. Длина ости около 650 мм. Цвет по всей длине одинаковый — черно-шоколадный, отдельные волосы частично рыжеватые. Подшерсток очень тонкий, густой, светлее ости, рыжевато-коричневый.

Кусок кожи дистальной части конечности (metacarpus или metatarsus), 5×7 см, с остевыми волосами и очень тонким подшерстком. Волосы ости прямые, подшерсток мелко извитой, густой. Волосяной покров сохранился не полностью, разрежен, вследствие выпадения многих волос ости. Цвет остевых волос коричневый, при основании светлее, к концу темнеет, некоторые становятся почти черные. Подшерсток коричневый. Волосы ости не обломаны, концы утонченные, заостренные. Мех не изношен. Такой характер волосяного покрова у современных зубров и бизонов бывает осенью приблизительно в ноябре.

В Восточной Сибири во время жизни бизона, которому принадлежат описываемые остатки, климат был холоднее, чем в области обитания современных зубров, поэтому можно считать, что бизон погиб в сентябре или октябре.

Роговой чехол сильно конусообразно суживается от основания, принадлежит самой короткорогой форме, его диаметр 110 мм. Все описанные остатки следует отнести к самой поздней существовавшей в Сибири расе Bison priscus athabascae.

В коллекции Зоологического института Академии наук СССР хранятся передняя и задняя конечности бизонов.

1) Задняя конечность без бедра и фаланг, с кожей и частью волос, найдена в низовьях р. Яны около с. Казачьего. Принадлежит некрупному взрослому животному, размером не больше среднего европейского зубра (коллекция Зоологического института АН СССР).

2) Дистальная часть передней конечности, с полностью сохранившимися кожей, волосяным покровом и роговыми чехлами копыт, за исключением боковых пальцев. Найдена на берегу ручья Струйка, бассейн р. Эльги, левого притока р. Индигирки, Ю. Н. Поповым в 1946 году (коллекция Зоологического института АН СССР) (рис. 3, *см. вклейку*). Копыто блестящее черное в дистальной части, с хорошо выраженными поперечными валиками в проксимальной. Поэтому ясно, что конечность принадлежит взрослому животному мелких размеров, так как у молодых как рога, так и копыта матово-черные с продольными трещинками. Это объясняется тем, что с увеличением в размерах верхний слой рогового вещества трескается и постепенно спадает при нарастании. Длина подошвенной части копыта 98 мм, ширина (одного пальца) 45 мм, высота в пяточной части 45 мм.

Копыта довольно значительно стертые, бизоньего типа, сильно серпообразно изогнутые,* так что концы их налегают друг на друга; относительно короткие и широкие, резко отличающиеся от копыт зубра.

Прекрасно сохранившийся волосяной покров состоит из густой длинной ости (около 33—35 мм длиной) и тонкого извитого подшерстка. Длина и густота волос говорят о том, что это зимний волосяной покров, а сильная побитость ости и ее окраска, — что животное погибло в конце зимы или даже ранней весной, когда волосяной покров уже был изношен. Окраска светлая серо-бурая. Длина волос немного длиннее, чем у зубров, что, вероятно, связано с более суровыми условиями Восточной Сибири.

Далее, перехожу к рассмотрению истории бизонов и их географического распространения.

В процессе исторического развития череп бизонов претерпевал значительные изменения.

Ранние бизоны из позднего плиоцена Индии (Пинджор, Сивалики — Bison sivalensis Lydekker) и Китая (Нихован — Bison palaeosinensis Chardin et Peveteau) имеют резко отогнутые назад основания роговых стержней. Глазница слабо трубкообразна. Затылок и весь мозговой отдел черепа узкий, резко отделенный височными впадинами. Fossa temporalis очень широкие. Бросается в глаза сходство в строении черепа ранних Bison и Leptobos.

В дальнейшем череп становится значительно шире в мозговой части, сначала удлиняется, а потом укорачивается в лицевой. Лоб расширяется и уплощается, fossa temporalis резко сужаются. Орбиты становятся резко трубкообразными и сильно выдвигаются в стороны. У наиболее поздних B. bison Linnaeus и B. bonasus Linnaeus изгибается ось черепа. Лицевой и мозговой отделы черепа образуют тупой угол вследствие опускания мозгового отдела и изменения положения головы. Орбиты вначале открываются сильно вперед, потом поворачиваются несколько больше вверх и, наконец, у самых поздних форм резко в стороны. Зубная система в начале слабая, приспособленная к питанию

* Изогнутость копыт бывает сильнее выражена на передних конечностях, кроме того, передние копыта у Bison нормально шире задних.

мягкими кормами, в дальнейшем может приобретать разные дополнительные образования, связанные с переходом многих поздних форм Bison на более плотные корма. Ранние бизоны были обитателями теплого климата, жили в прибрежных зарослях и лесах, корма их состояли из древесной и кустарниковой растительности и мягких трав. Впоследствии бизоны широко распространились и заняли лесо-степные и даже степные биотопы и перешли в значительной степени на твердые корма. Еще позднее, многие бизоны опять возвращаются в леса и вновь происходит дивергенция зубного аппарата.

Результаты изучения бизонов из отложений Фойгштедт, Зюссенборн, Таубах, Бургтонна и Эрингсдорф, а также исследования Bison из Италии, Франции и других частей ареала этой группы диких быков в Европе, Азии и Америке позволяет мне сейчас проследить в общих чертах их историю от самых ранних времен до современности.

Древнейшие представители Bison еще известны из верхнего плиоцена Сиваликов Bison sivalensis Lydekker). Несколько более поздние, очень близкие к Сивалинским, найдены на северо-востоке Китая (Нихован — Bison palaeosinensis Chardin et Piveteau), поэтому можно предполагать азиатское происхождение всей группы. На северном Причерноморье бизоны появляются в позднем Виллафранке (B. tamanensis Verestschagin). Все они представляют особую хорошо очерченную группу ранних Bison, выделяемую в особый подрод Eobison (Флеров, 1972) и в своей морфологии имеющих много общего с Leptobos. Отношение к Bison, найденного в Индии и описанного Sahni и Khan (1968) своеобразного быка Probison пока неясно. Вполне вероятно, что это одна из древнейших предковых форм линии Bison, стоящая у самого корня группы Leptobos — Bison.

Бизоны подрода Eobison были обитателями лесов, их пищевой режим состоял из мягких элементов, включавших веточные корма, листья и кору деревьев и кустарников и мягкие лесные травы. Сейчас мы имеем все основания предполагать, что колыбелью бизонов была Южная Азия, где найден древнейший их представитель в лице Bison sivalensis.

В самом позднем плиоцене и особенно в раннем плейстоцене начинается расселение Bison к северу до северо-восточного Китая (Bison palaeosinensis) и на запад. Первые бизоны, проникающие в Европу из Азии в самом позднем плиоцене, сравнительно короткорогие, достигли северного Причерноморья и юга Украины (Bison tamanensis). В доминдельское время они доходят в Центральной Европе до Тюрингии (B. voightstedtensis Fischer). Это наиболее древние, известные в Центральной и Западной Европе бизоны, которые имеют основные черты строения еще относительно очень примитивные для Bison. Bison voightstedtensis характеризуется мелкими размерами, довольно сильно выделенной широкими fossa temporalia мозговой областью; затылок имеет близкую к трапеции форму, орбиты слабо трубкообразные, направленные сильно вперед; роговые стержни направлены в стороны и назад и заходят далеко за задний край черепа. Верхние molares короткие с округленными передними и задними стенками при основании коронок. Все эти черты сближают этот вид с древними бизонами.

На северо-западе Европы бизоны появляются на стадии, близкой к этому виду в Cromer Forest Bed. Все эти бизоны как по морфологическим признакам, так и по своей экологии, были еще близки к древним бизонам группы Eobison и были, если не всегда настоящими обитателями леса, то, во всяком случае, лесных долин и прибрежных зарослей.

В общем для бизонов свойственны два основных типа приспособлений: 1) обитатели лесов, питающиеся мягкими кормами, — листва, ветки и кора деревьев и кустарников и лесные травы. Передний отдел

межчелюстных костей не расширен, симфиз нижней челюсти узкий, резцы (incisivi) прямые долотообразные, способные выдерживать нажим при подрезании коры, дентальные отделы нижней челюсти низкие, вздутые, коренные и предкоренные зубы без дополнительных образований; 2) обитатели открытых пространств, питающиеся жесткими травянистыми кормами, передний отдел межчелюстных костей расширен, симфиз нижней челюсти широкий, резцы с расширенными коронками, приспособленные для подрезания больших количеств травы, дентальные отделы нижней челюсти высокие, узкие, способные выдерживать значительное давление при перетирании твердых кормов, коренные и предкоренные зубы имеют дополнительные образования, противодействующие стиранию коронок при перетирании жестких трав.

В минделе (Эльстер) по всей территории от Средней Сибири до Германии примитивные формы бизонов сменяются последовательно Bison schoetensacki lagenocornis (Flerow) (M_1), Bison schoetensacki schoetensacki Freudenberg (M_1—M_2) и далее в позднем плейстоцене Bison priscus (Bojanus). В раннем и среднем Зюссенборне, раннем Мауере, Мосбахе и раннем Тирасполе найдены Bison schoetensacki lagenocornis. Это типичный обитатель лесов со всеми характерными морфологическими адаптациями лесного типа — загнутые рога, зубы для перетирания мягких растительных кормов и подрезания коры.

По-видимому, в это время бизоны совершенно исчезают в южной и юго-восточной Азии, но широко распространяются по всей Палеарктике.

Времени среднего Мауэра и Мосбаха, позднего Зюссенборна и Тирасполя свойственны типичные Bison schoetensacki schoetensacki обитатели областей теплого климата, пищевой режим смешанный: около 50% жестких травянистых кормов и 50% мягкой лесной растительности.

Возможно, что в миндельское время на стадии Bison schoetensacki бизоны распространились на северо-восток Сибири и может быть к этому времени относятся первые инвазии в Северную Америку (Bison chaneyi). Если это так, то восточные популяции Bison schoetensacki должны были быть приспособлены к холодному климату северо-востока Азии и имели возможность преодолеть холодный фильтр того времени в Берингии. Однако, пока мы не имеем достаточных материалов для выяснения этого вопроса. В плейстоцене имели место многократные миграции млекопитающих из Азии в Северную Америку через появившийся несколько раз Берингийский перешеек (Romer, 1933; Colbert, 1937; Simpson, 1947; Hopkins, 1959). Факт неоднократного возникновения и исчезновения этого перешейка хорошо обоснован в последнее время распределением донных фораминифер (Саидова, 1960, 1965). Изучение фораминифер из донных отложений Берингова моря показывает, что в течение четвертичного периода не раз происходило поднятие и опускание дна в этом районе.

По полученным Х. М. Саидовой данным, наиболее сильное поднятие дна Берингова моря соответствует рисской эпохе, когда глубины на материковой отмели были значительно меньше современных, в среднем на 200 метров. В рисс-вюрме произошло опускание, однако глубины тогда не достигали современных пределов. Далее в вюрме произошло следующее поднятие, но не столь грандиозное, как в риссе. В раннем голоцене началось новое опускание дна, видимо, продолжающееся и сейчас.

Таким образом, во время рисского поднятия было наиболее широкое соединение Азиатского и Американского континентов в районе Берингова пролива, на месте которого возникала суша. Вюрмское соединение было, видимо, меньше рисского.

О более ранней истории Берингийской суши нет прямых данных. Однако, по мнению Х. М. Саидовой, фораминиферы из колонок Северо-

Западной части Тихого океана указывают на поднятие дна, соответствующее миндельской эпохе, которое, вероятно, было синхронно, как и последующие поднятию дна Берингова моря. Поэтому, мы можем предполагать, что в течение плейстоцена было трехкратное возникновение Берингийского перешейка.

Как известно, в периоды морских регрессий с увеличением площади суши климат, по-видимому, изменялся в сторону похолодания (Воейков, 1902, 1910, Kerner, 1933, Брукс, 1952, Flint and Brantner, 1961, Zeuner, 1959). Именно эти моменты регрессий и сопровождались наибольшими оледенениями. Время регрессий сопровождалось общим похолоданием также и в Восточной Сибири и в северной части Северо-Американского материка. В период наиболее сильной регрессии имело место и наиболее мощное оледенение Канады (Flint, 1947, Baker, 1920).

Всеми этими событиями и объясняется история расселения и распространения бизонов на Севере Сибири и в Северной Америке.

В миндель-риссе (Холштейн) — самый поздний Зюссенборн ареал бизонов охватывает обширные территории от Западной Европы до востока Азии. Появляются степные и лесостепные популяции с широко раскинутыми рогами, зубы приобретают адаптации для жестких кормов. Это время ранних Bison priscus.

Конец миндель-рисса, видимо, характеризуется возникновением хорошо очерченных географических рас бизонов. Возможно, в это время появляются гигантские формы, свойственные открытым ландшафтам: Bison priscus gigas Flerow населял юг Сибири, Монголию, на запад он доходил до Волги. Возможно, проникал до Венгрии и Германии. Этот бизон имел широко раскинутые огромные рога, более двух метров между концами и специфические адаптации к питанию жесткими степными травами.

Азиатские бизоны расселяются из Азии в Америку (Bison chaneyi) до максимального (иллинойского) оледенения. Во время иллинойского оледенения Канады они были вытеснены и обитали только в области современных Соединенных Штатов, образовав здесь гигантскую форму широколобных бизонов Bison latifrons, вполне аналогичную азиатскому Bison priscus gigas. Вся эта южная популяция была полностью изолирована от северной, продолжавшей жить на Востоке Азии, в Берингии и на Аляске.

На севере Европы и Западной Сибири до Енисея на восток жил типичный Bison priscus priscus, обитатель лесов, лесо-тундр и тундростепей. Он имел сильно изогнутые рога и зубной аппарат, адаптированный к смешанному питанию более мягкими кормами. Носовая полость и весь лицевой отдел черепа у него относительно узок.

Восточную, Заенисейскую Сибирь, Аляску и Канаду населяет Bison priscus crassicornis (Richardson) с аналогичными западной расе (B. priscus priscus) приспособлениями, но имевший широкий лицевой отдел черепа и большой объем носовой полости в связи с необходимостью согревания вдыхаемого холодного воздуха подобно многим другим парнокопытным обитателям наиболее холодных частей их ареалов.

В рисское время ареал Bison охватывает огромные пространства Европы, северной половины Азии и Северной Америки. В южной степной части ареала обитают гигантские формы, в Азии B. priscus gigas на территории южной Канады и Соединенных Штатов B. latifrons (Harlan).

Европа и Западная Сибирь до Енисея на восток занята типичной формой B. priscus priscus, а Восточная Сибирь, Аляска и Канада B. priscus crassicornis.

В позднем плейстоцене по всей Центральной и Западной Европе обитали крупные B. priscus. Однако, здесь отсутствовали такие огромные экземпляры, какие существовали в Восточной Европе и в Азии.

Вообще длиннорогие бизоны на западе редки и никогда не достигали размеров восточных. Среди европейских наиболее крупные известны в Венгрии, Германии и северной Италии, а на юге Франции найдены более короткорогие.

Следует отметить, что в Италии и Франции до сих пор обнаружены только поздние Bison, относящиеся к Bison priscus.

Вполне вероятно, что это явление было следствием климатических различий в разных частях ареала Bison. В общем на западе климат был мягче, чем в Сибири и Канаде. Кроме того, Европа представляла западную окраину огромного ареала Bison. Вполне закономерно, что на окраинах ареала большинство копытных дают более мелкие формы, чем в центральных его областях и на территории больших континентов, где живут более крупные, чем на периферии и на островах (Alces, Cervus, Capreolus, и др.). В более холодных областях обитает часть популяции, включающая наиболее крупные индивидуумы.

В начале рисс-вюрма (Eem) в Европе обитали типичные B. priscus priscus, но в конце этого времени начинается некоторое уменьшение их размеров.

Остатки бизонов, найденные в Таубахе, принадлежат крупным массивным животным, не уступавшим по размерам настоящим B. priscus. У ранних бизонов Таубаха были относительно длинные и массивные роговые стержни, но они все же были значительно короче, чем у сибирских. Они имели сильный изгиб, и концы их загибались внутрь, так что наиболее широкое расхождение их было не на концах, а в верхней трети. Только один экземпляр, хранящийся в Museum für Ur- und Frügeschichte Türingen (№ 3348) найденный в городе Веймаре, имеет пологий изгиб. Однако, он, вероятно, происходит из отложений более древних, чем Таубах и приближается по строению к Bison priscus gigas.

В Таубахе, видимо, имеются три разновозрастных горизонта с Bison. В самом нижнем захоронены бизоны у которых еще длинные роговые стержни — настоящие Bison priscus priscus. Они имели челюсти и зубы, приспособленные к питанию жесткой пищей. Это обитатели открытых ландшафтов.

Далее следуют бизоны типично лесные — Bison priscus mediator Роговые стержни у них укорочены, зубы и нижние челюсти лишены приспособлений к перетиранию жестких кормов и адаптированы для мягкой лесной пищи.

Наконец, в самых верхах Таубаха, лежащих выше паризера (ранний вюрм), найдены остатки бизонов вполне сходных с лесными бизонами позднего Эрингсдорфа.

Таким образом, имеются все основания считать, что бизоны среднего и позднего Таубаха были обитателями лесов.

Бизоны из нижних горизонтов Эрингсдорфа характеризуются в противоположность таубахским некоторыми деталями строения их зубов, несущих специфические приспособления для упрочнения и противодействия стиранию. Эти черты указывают на большую адаптированность ранне-эрингсдорфских бизонов к питанию более твердыми кормами. Это бизоны еще относительно крупные, занимающие промежуточное положение между Bison priscus priscus и Bison priscus mediator.

В противоположность этому зубы бизонов из верхних горизонтов Эрингсдорфа имеют меньшие размеры, лишены дополнительных упрочняющих приспособлений и принадлежат животным с пищевым режимом, включавшим мягкие лесные элементы. Роговые стержни их укороченные, характерные для верхне-плейстоценовой формы европейских и западно-сибирских бизонов Bison priscus mediator, обитавшей здесь на протяжении вюрмского времени.

Так как бизоны Эрингсдорфа имеют короткие и менее массивные роговые стержни, чем бизоны Таубаха, можно предполагать, что в Западной и Центральной Европе измельчание бизонов началось раньше, чем в Восточной и особенно в Азии. Там, в раннем вюрме, еще продолжали существовать крупные длиннорогие Bison priscus priscus и Bison priscus crassicornis. На западе же, как уже сказано, даже во время их максимального развития, бизоны не достигали таких огромных размеров.

По всем полученным пока данным о бизонах Эрингсдорфа можно сделать предположение, что в течение времени накопления отложений этого местонахождения здесь произошли некоторые изменения как в отношении ландшафта, так и морфологии бизонов. В начале ландшафт был более открытым, лесостепным с обильным травяным покровом, составлявшим жесткий пищевой режим бизонов и вызвавший усложнение и упрочнение зубов. Климат был холодным. В дальнейшем климат становился теплее, возникли обширные массивы леса, бизоны перешли на более мягкие лесные корма, их зубы теряют специфические приспособления для перетирания жестких трав. Рога укорачиваются как у всех лесных форм быков. Можно считать, что со времени самого позднего Таубаха и Эрингсдорфа (верхние травертины) начинается первый сдвиг в сторону возникновения из западной популяции B. priscus, настоящей лесной формы, эндемика смешанных лесов Европы — зубра B. bonasus.

Из сказанного явствует, что со времени Таубаха начинается изменение бизонов в сторону укорочения роговых стержней. Бизоны сначала еще сохраняли общие очень крупные размеры. Череп и кости посткраниального скелета остаются у самцов массивными, но роговые стержни у экземпляров из среднего Таубаха уже укорочены. Они иногда сходны по длине со стержнями из Эрингсдорфа.

Далее, во время раннего Эрингсдорфа, появляются специальные адаптации для твердых кормов. Рога у этих бизонов вновь более развернуты и, не имея той абсолютной длины, какую имели бизоны раннего Тербаха, вершины их широко раздвинуты.

Во время позднего Эрингсдорфа бизоны снова переходят на мягкие лесные корма и теряют приспособления для жесткой пищи.

В Сибири и Северной Америке в рисс-вюрме еще продолжали существовать крупные формы бизонов (B. priscus priscus в Западной Сибири и B. priscus crassicornis в Восточной и в Канаде). В начале вюрма в Западной Сибири бизоны мельчают и повсеместно появляются переходные формы от крупных. B. priscus priscus к более короткорогим B. priscus mediator. В это же время в Восточной Сибири, на Аляске и в Канаде еще живут крупные длиннорогие B. priscus crassicornis.

В южной Канаде и в Соединенных Штатах на смену гигантским B. latifrons приходят бизоны с менее длинными рогами — B. alleni.

Конец вюрма в Европе характеризуется присутствием переходных бизонов от B. priscus mediator к B bonasus. Это так называемые B. bonasus «major». После исчезновения Канадского ледникового щита Bison вновь проникают в Канаду с северо-запада из Аляски и из Берингии. Однако, подобно многим другим млекопитающим, бизоны распространяются только в бассейне Мекензи, не захватывая пространства, прилегающие к Хадсонову заливу и Восточную Канаду. Это, по всей вероятности, объясняется тем, что эти районы позже других освободились от льда и условия жизни в них оставались непригодными для многих зверей (бизон, лось, вапити и др.). Кроме того, в этих местах с обильными водоемами и болотами резко сказывается влияние Хадсонова залива, создающие очень суровую обстановку.

Ко времени исчезновения оледенения начинается постепенное измельчение бизонов в Европе, Азии и Америке. У них сильно укорачиваются рога, и на смену длиннорогим Bison priscus priscus, Bison priscus crasicornis приходят короткорогие Bison priscus mediator и Bison priscus occidentalis. Эти последние, подобно длиннорогим, также имели очень широкий ареал.

Северо-восток Сибири, Аляску и Канаду населяла уже, близкая к современной, раса B. priscus occidentalis, а юг Канады и Соединенные Штаты — предок современных степных бизонов — B. bison antiquus.

В конце вюрма — висконсина ареал Bison начинает постепенно разрываться, и к началу голоцена он полностью разрывается. Бизоны вымирают на огромной территории Северной Европы и Западной Сибири и сохраняются только в Европе, за исключением ее северной части, в Восточной Сибири, на Аляске, в Канаде и Соединенных Штатах. Начинается новая дифференциация бизонов. Образуются самостоятельные популяции.

К началу голоцена возникают три географически изолированные популяции с независимыми линиями исторического развития, резко различные экологически и морфологически и хорошо адаптированные к соответствующим условиям обитаемого ими ландшафта. Это зубр Bison bonasus Linnaeus — обитатель широколиственных и смешанных лесов Европы, Кавказа и Северного Ирана с умеренным климатом и низким снеговым покровом, бизон прерий Bison bison Linnaeus — житель открытых пространств южной половины Северной Америки и лесной бизон Bison priscus athabascae Rhodos, населяющий северные таежные леса Канады и северо-востока Сибири с суровым климатом, непосредственный потомок позднеплейстоценового Bison priscus occidentalis.

В раннем голоцене ареал Bison был еще сначала широким, но постепенно сокращался.

В Европе возникают три самостоятельных популяции — обитатель равнинных смешанных лесов с низким снеговым покровом и умеренным климатом — литовский зубр (Bison bonasus bonasus Linnaeus) и две горных Bison bonasus hungarorum Kretzoi — система Карпат и Bison bonasus caucasicus Satunin, ареал которого охватывал сначала весь Кавказ, Закавказье и хребты северного Ирана. Впоследствии он сократился и зубр сохранился только на северо-западной части главного Кавказского хребта.

С затоплением шельфа ареал бизонов в Северо-Восточной Сибири сильно сократился. Поднялся уровень подпочвенных вод, низменности превратились в заболоченную тундру. Исчезли леса, изменился травяной покров, получили широкое распространение ассоциации сфагновых болот, и бизон лишился последних кормовых ресурсов. Все эти события, в период после термического оптимума в голоцене, были причиной вымирания последних бизонов в Сибири.

Bison priscus athabascae вымирает на северо-востоке Сибири и на Аляске и сохраняется только в Канаде. В США возникают самостоятельные популяции: Bison bison bison Linnaeus — открытые равнины, Bison bison «Pensylvanicus» Shoemaker — леса Восточных Штатов и Bison bison oregonus Bailey — скалистые горы в пределах США и южной Канады.

Однако, возможно, что некоторые детали истории Bison протекали несколько иначе. Имеющиеся в моем распоряжении сведения о морфологии и истории Bison приводят меня к заключению о существовании в Европе двух параллельных ветвей, которые с раннего миндельрисса развивались самостоятельно. Одна ветвь возникла во время самого позднего Зюссенборна в условиях открытых и полуоткрытых

пространств и существовала самостоятельно до конца рисс-вюрма (Эема). Это типичный Bison priscus priscus.

Вторая ветвь, ведущая свое начало непосредственно от Bison schoetensacki schoetensacki, существовала в лесных областях Европы вплоть до конца вюрма, когда она превратилась в настоящего зубра Bison bonasus. Иными словами, мы, возможно, имеем картину, сходную с историей слонов групп antiquus и primigenius. Вполне вероятно, что с отступанием лесов смещался и ареал обоих форм бизонов.

Подобная мысль была высказана еще М. Хильцеймером 1918. Против такого положения существует только одно существенное возражение. Со времени позднего Зюссенборна (M_2) до позднего Таубаха (поздний Эем) мы пока не имеем остатков лесной группы. Для этого отрезка времени пока известны только бизоны, открытых пространств. Однако, это не может считаться доказательством отсутствия лесных бизонов. Вполне возможно, что они были оттеснены в это время в те районы, где пока не было сделано находок. Кроме того, занимаемая ими тогда территория, могла быть очень ограниченной и остатки их могли не сохраниться по разным причинам.

Я должен сказать, что близкая к этому картина наблюдается и в Азии. Начиная с конца миндель-рисса, в течение всего рисса, весь юг ареала бизонов занимала, видимо, гигантская степная форма Bison priscus gigas. Далее на север в Сибири мы имеем на близких территориях находки длиннорогих Bison priscus crassicornis — лесо-степных и лесо-тундровых бизонов и короткорогих лесных бизонов типа Bison priscus crassicornis — лесо-степных и лесо-тундровых бизонов и короткорогих лесных бизонов типа Bison priscus occidentalis.

Необходимо сказать, что так же как и в Европе, в Сибири теперь известно несколько местонахождений древних короткорогих лесных бизонов, очень близких к европейским Bison schoetensacki, но более крупных и массивных. Они известны из Западной Сибири (район Минусинска), из Средней Сибири (на р. Вилюй) и с Северо-Востока (с. р. Колымы).

Заметка о мумии бизона

Труп мумифицированный в вечной мерзлоте найден в 1952 году на Фэйрбэнкс-крик близ Фэйрбэнкса на Аляске, в формации Goldstream Muck. Геологический возраст Rancholabrean. Мумия молодой самки. Находится в American Museum of Natural History, New-York, полевой № 650—2117. Абсолютный возраст по С14 датируется 11,950±135 лет (st 1633). Париэтальная область черепа с роговыми стержнями и чехлами и разные кости конечностей, отделенные от остатков остального скелета. Я предполагаю, что экземпляр был более полный, когда он был найден, чем тот остаток скелета, который был мною распакован 7 ноября 1974 года.

Привожу описание имеющихся сейчас частей.

Голова. Париэтальные кости отделены, но есть контакт с окципитальными. Имеется левая сторона лицевой области, но все волосы отсутствуют. Ветви нижней челюсти находятся на месте. Язык сохранился в соответствующем положении. Правая верхняя челюсть отделена. Череп соединен с шеей. Волосы в этой части также отсутствуют.

Позвоночник. 12 позвонков в торракально-люмбральной серии; 2 соединены с ребрами связками. Соединительная ткань и спинной мозг сохранились на местах. Имеется sacrum.

Бока. Грудная клетка полностью сохранилась вместе с высохшими мышцами, жиром и кожей. Кроме того, имеются разные фрагменты сухой кожи. Волосы на этой части тела отсутствуют.

Конечности. I humerus, I radius, I ulna; обе передние конечности сохранились в оригинальном контакте. На одной имеется немного

волос. Обе задние конечности сохранились не поврежденными, с сухожилиями, кожей и частью волос. Имеются оба femur и обе tibiae; одна patella на связках. Сохранились копыта всех четырех ног.

К несчастью, только немного шерсти осталось на самой мумии. Вся остальная отпала от кожи и сохраняется отдельно в нескольких ящиках.

ЛИТЕРАТУРА

Брукс К. 1952. Климаты прошлого, М.: 1—357

Воейков А. М. 1902. К вопросу о колебаниях климата, Метеорол. вестн., I: 1—12.

Воейков А. М. 1910. Повсеместны ли колебания климата и периодичны ли они? Метеорол. вести., 12: 371—376.

Саидова Х. М. 1960. Стратиграфия осадков и палеогеография северо-западного сектора Тихого океана по донным фораминиферам. Докл. XXI Междунар. геолог конгресса, пробл. X, Морская геология. Изд. АН СССР и Минист. геол. и охраны недр СССР, М.: 59—68.

Саидова Х. М. 1961. Экология фораминифер и палеография Дальневосточных морей СССР и северо-западной части Тихого океана. Изд. АН СССР М.: 1—232.

Флеров К. К. 1962. Об основных направлениях экологической эволюции жвачных (Ruminantia). Палеонтол. журн., 4: 31—42.

Флеров К. К. 1972. Древнейшие представители и история рода Bison. В сб.: Териология, 1, Изд. «Наука», Новосибирск: 81—86.

Baker F C. 1920. The life of the Pleistocene or Glacial Period. Urbana. Univ. Illinois Press: 1—476.

Colbert E. H. 1937. The Pleistocene mammals of North America and their relations to Eurasian forms. — In: Early Man. G. G. Mac Curdy (Edit.). N. Y. J. B. Lippicott. Co.: 173—184.

Flint, R. F. 1947. Glacial Geology and the Pleistocene epoch. New York — London: 1—589.

Flint, R. F and F. Brantner. 1961. Climatic changes since the Last Interglacial. Amer. Journ. Sci., 259, No. 5: 321—328.

Hilzheimer M. 1918. Dritter Beitrag zur Kenntnis der Bisonten. Arch. Naturgesch., 84, A, 6: 41—87.

Hopkins D. N. 1959. Cenozoic history of the Bering Land Bridge. Science, 129, 3362: 1519—1528.

Kerner F 1933. Synthese der Morphogenen Winter klimate Europas zur Tertiärzeit, Wien.

Romer A. S. 1933. Pleistocene vertebrates and their bearing on the probleme of human antiquity in North America. In: The American Aborigenes. D. Jenness (Edit.). Toronto Univers. Press, Toronto: 49—83.

Sahni M. R., and E. Khan. 1968. A recent find of an Upper Siwalik bovid. Mitt. Bayer. Statssamme. Paläont. hist. Geol., München. 8: 247—251.

Simpson G. G. 1947. Holarctic mammalian faunas and continental relationships during the Cenozoic. Geolog. Soc. Amer. Bull. 58: 613—687.

Zeuner F. E. 1952. The Pleistocene Period: its Climate, Chronology and faunal successions. Hutchinson, London: 1—447.

ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОЖИ БИЗОНА, НАЙДЕННОГО В ВЕЧНОЙ МЕРЗЛОТЕ НА БЕРЕГУ РЕКИ ИНДИГИРКИ

Е. Б. Сумина

Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

Было исследовано гистологическое строение кожи бедра бизона Bison priscus Bojanus, найденного в вечной мерзлоте на берегу реки Индигирки, в Якутии.

Пробу кожи с замороженного бизона фиксировали 10% нейтральным формалином. Затем ее заливали в желатину и парафин. Срезы кожи (вертикальные и горизонтальные) окрашивали гематоксилином, эозином, Суданом III, орсеином и резорцин-фуксином по Харту. Изучали и фотографировали в электронном микроскопе «Стереоскан» по-

верхность кожи, расположение волос в ней с поверхности, кутикулу волос, а также рисунок переплетения пучков коллагеновых волокон на вертикальных срезах кожи.

Микроскопический анализ препаратов кожи и волос, приготовленных различными методами, позволил определить, что кожа бизона и ее производные в основном хорошо сохранились в вечной мерзлоте. Абсолютный возраст бизона 29 500±1000 определен сотрудником Института геологии и географии Сибирского отделения АН СССР Л. Ф. Фирсовым (СОАН 1007).

Эпидермис и его роговой слой выявить гистологическим методом и на сканирующем микроскопе нам не удалось, так как эпителиальные



Рис. 1. Поверхность кожи древнего бизона. Ув. 200.

клетки и их ядра в коже разрушились, и при осмотре поверхности кожи бизона на сканирующем микроскопе при увеличении в 200 раз эпидермис не обнаружен. На поверхности кожи видны волосы и переплетенные тонкие пучки коллагеновых волокон (рис. 1).

В коже хорошо выявляются два слоя: сосочковый и сетчатый. Граница между этими слоями проходит на уровне залегания направляющих и остевых волос. Кожа бизона на бедре имеет среднюю толщину 2.460 мм. Средняя толщина сосочкового слоя равна 0,285 мм и сетчатого — 2.175 мм. В сосочковом слое сохранились корни волос, сальные и потовые железы. Пучки коллагеновых волокон в этом слое тонки и имеют войлокообразное переплетение. В сосочковом слое встречается много пигмента разрушенных волос. Оба слоя дермы уплотнились. Это привело к тому, что волосы и железы расположились наклонно в коже и у самой ее поверхности. Толщина сосочкового слоя составила 12% от всей толщины дермы. Сетчатый слой кожи бедра бизона состоит из плотно переплетающихся толстых пучков коллагеновых волокон. Рисунок переплетения — ромбовидный. Он хорошо виден при сканировании (рис. 2).

Кровеносные сосуды и мышцы, поднимающие волосы, не обнаружены. Эластиновые волокна в коже выявлялись орсеином и резорцин-



Рис. 2. Вертикальный срез кожи древнего бизона. Ув. 500.



Рис. 3. Кутикула остевого волоса древнего бизона. Ув. 1000.

фуксином по Харту. После обеих окрасок получен отрицательный результат.

У всех волос сохранились сальные железы с секретом. Секрет сальных желез окрашивается Суданом III в бледно-желтый цвет. По форме одни сальные железы представлены однодольчатыми, которые образуют вокруг волос сплошной валик, другие — сохранили альвеолярную многодольчатую форму у большинства остевых и направляющих волос. Потовые железы сохранились фрагментарно в виде отдельных вакуолей.

Волосы бизона растущие. Корни волос содержат много пигмента. Волосы представлены в коже направляющими, остевыми и пуховыми. На волосах сохранилась некольцевидная кутикула (рис. 3). На 1 см^2 поверхности кожи насчитывается в среднем 1000 волос всех порядков.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ ИСКОПАЕМОГО БИЗОНА С РЕКИ ИНДИГИРКИ

Ю. А. Коробко

Институт эволюционной морфологии и экологии животных
им. А. Н. Северцова АН СССР

Литературные сведения по исследованию половой системы ископаемых животных, найденных в слое вечной мерзлоты, очень отрывочны и фрагментарны, а по изучению женской половой системы данных вообще нет.

Нам на исследование были представлены два небольших фрагмента органов размером 8,5 см, 2 см, найденные при раскопках в тазовой области ископаемого бизона, Bison priscus Boj., на основании чего было сделано предположение, что это остатки половой системы. Исходный материал, представленный для анализа, первоначально был зафиксирован 6—10% кислым формалином и имел темно-серый цвет с угольным оттенком. Учитывая специфику длительного нахождения тканей в необычных условиях — в вечной мерзлоте, мы разработали специальную методику для их обработки, поскольку фиксация кислым формалином вызывает набухание и почернение ткани. По нашей прописи обработка тканей продолжается около 70—90 дней и состоит из трех различных растворов, сменяемых через определенное время. Применение данного способа приводило к почти полному восстановлению цвета органов (осветлению), делало возможным заливку тканей в парафин и позволяло использовать для окраски тканей простые красители, что после чисто формалиновой фиксации сделать довольно затруднительно. Один из двух кусочков представлял вытянутое образование, суживающееся к одному концу. Другой кусочек имел гантелевидную форму. С внутренней поверхности первый кусочек имел отчетливо выраженный канал, в другом кусочке имелось два углубления округлой формы, дно которых было покрыто ороговевшей массой. Мы провели детальное сравнение наших препаратов с анатомическими и гистологическими препаратами, муляжами, а также с изображениями в атласах коров, быков, зубров, любезно предоставленных нам рядом кафедр анатомического факультета Московской ветеринарной академии и доктором биологических наук К. М. Курносовым. В результате проведенного сравнения было сделано предположение, что мы имеем дело с остатками половой системы относительно молодой самки бизона. Причем кусочек удлиненной формы представляет собой остаток начала рога матки и яйцевода, а второй — остаток яичника. Это предположение основано на ряде совпадений в характере строения гистоло-

гических структур и взаимного расположения слоев тканей на препаратах ископаемого бизона и аналогичных органов современных животных при исследовании в световом и сканирующем микроскопах.

Обнаружилось совпадение числа слоев и характер их строения как в матке современных животных (так называемых контрольных), так и в исследуемом органе ископаемого бизона. Соединительная ткань в матке и яйцеводе составляет 2-й слой (снаружи). Местами соединительная ткань в результате процессов мумификации, происходящих в вечной мерзлоте, теряет свое волокнистое строение, однако границы между крупными пучками сохраняются. Сосуды видны в виде теней, заполненных аморфным содержимым (пунктирная стрелка). Довольно часто встречаются участки с типичным зернистым распадом или Уоллеровским перерождением (простая стрелка). (Рис. 1, *все рисунки см. вклейки*). В 3-м слое, там, где он достаточно толст, обнаруживается жировая ткань. В процессе длительного пребывания животного в условиях вечной мерзлоты жир, по-видимому, изменился так, что при гистологической обработке ткани он не вымывается из клеток как обычно, а сохраняется в некоторых клетках в виде аморфных желтых кусочков (рис. 2). Однако в части клеток он все же не сохраняется и на месте таких структур остается тонкая сеточка оболочек жировых клеток. При сравнении всех препаратов современных животных с препаратами тканей ископаемого бизона можно обнаружить сильную мумификацию, высыхание и сжатие отдельных структур под многометровой толщей льда и почвы в течение длительного времени. Это хорошо видно при сравнении в сканирующем микроскопе поверхностей жировой ткани ископаемого бизона и современных животных. Поверхность жировой ткани ископаемого животного совершенно ровная, ее элементы сдавлены (сплющены). Поверхность жировой ткани современного зубра не ровная.

Сильному усыханию и сжатию подверглась и гладкомышечная ткань матки бизона. Ширина мышечного слоя (это 4-й слой) бизона в 4—6 раз меньше, чем у современных животных. При исследовании в световом микроскопе границы отдельных гладкомышечных клеток не выявляются. Но при детальном исследовании ткани мы обнаружили интересные образования, которые мы рассматриваем как «ядерноподобные» структуры. Они выявляются при окраске гематоксилином Эрлиха с эозином, но лучше при использовании принятой в нашей лаборатории методики серебрения по методу Бильшовского-Грос-Лаврентьева (рис. 3). Эти структуры отдаленно напоминают ядра нормальной гладкомышечной ткани (рис. 4). Иногда вокруг так называемых ядер виден более светлый дворик (показано стрелкой). От самого «ядра», по-видимому, сохраняется белковая оболочка, в которой нередко видны повреждения.

В некоторых случаях в «ядре» видны как бы ядрышки (стрелка и буква «я»), эксцентрично расположенные, а также какая-то мелкая зернистость — может быть, хроматин (рис. 5, показано стрелками). Однако пока об этом можно говорить лишь предположительно, так как мы не провели специальной окраски методом Фёльгена. То, что так называемые «ядра» не являются инородными структурами (паразитами, инфузориями, водорослями), убеждает закономерное расположение их в тканях, сходство с обычными ядрами гладкомышечных нормальных тканей крупного рогатого скота. В сканирующем микроскопе гладкомышечная ткань ископаемого бизона в роге матки определяется в виде ромбовидной поверхности, образованной, вероятно, переплетением пучков коллагеновых волокон. Ромбы мелкие, сжаты и сдавлены. У современного зубра эти ромбовидные образования крупнее.

На препаратах мышечного слоя матки ископаемого бизона были также найдены образования, которые, возможно, относятся к остаткам сосудистой системы. Это или высеребряющиеся оболочки мелких сосу-

дов типа капилляров (видны контуры сосуда), или остатки оболочки сосуда, заполненного бесструктурным содержимым.

Что касается слизистой оболочки стенки матки, яйцевода и яичника, то в тех местах, где она сохраняется, она подвергается своеобразному «ороговению» — мумификации. Местами в ткани можно видеть образования, напоминающие сосуды (рис. 6, показано стрелкой). Слизистая оболочка стенки яичника сохранилась гораздо хуже. (Рис. 7).

Важной находкой в кусочке, являющемся, как мы полагаем, частью рога матки, является наличие участка яйцевода. Несмотря на свои небольшие размеры (он также сильно сжался), он сходен по строению с аналогичным органом современных животных. Яйцевод самки коровы с характерной щелью и фистончатым краем. Яйцевод самки ископаемого бизона также имеет тот же фистончатый край и характерное строение. И хотя часть стенки яйцевода утрачена, не вызывает сомнения, что это также яйцевод. Это сходство подтверждается также сравнением графиков кривых поверхности тканей при просмотре их в сканирующем микроскопе.

Ткани предполагаемого яичника сохранились значительно хуже, чем ткани рога матки яйцевода. Однако сравнение данного органа с аналогичным органом коровы и зубра показывает, что это все же, по-видимому, яичник. А округлые образования, видные макроскопически, можно думать, являются остатками фолликулов.

На основании сравнения контрольного материала ныне живущих животных с остатками ископаемого бизона можно сделать еще ряд любопытных наблюдений. Оказалось, что у небеременных животных в стенке матки и яйцевода происходит накопление жира, с началом беременности этот жир исчезает. По всей видимости, жир служит запасным продуктом, используемым в период беременности. Наличие жира в стенке рога матки ископаемого бизона позволяет нам сделать предположение, что самка была яловой. Исследование состояния оболочек фолликула и яичника также указывает на отсутствие беременности у исследуемого животного. Кроме того, у коров, например, жир начинает откладываться при стойловом содержании через 1 год и 3 мес. — 1 год 6 мес., а при вольном содержании у диких животных (зубр) он откладывается через 1 год 6 мес. — 1 год 8 мес. (данные литературы и сведения, полученные у специалистов Московской Ветеринарной Академии). По аналогии можно предположить, что самка ископаемого бизона не моложе 1 года 6—8 мес.

ГИСТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ МЫШЦ ТУЛОВИЩА ШАНДРИНСКОГО МАМОНТА И ИСКОПАЕМОГО БИЗОНА С РЕКИ ИНДИГИРКИ

Р. П. Женевская

Институт эволюционной морфологии и экологии животных им. А. Н. Северцова АН СССР

Изучение микроскопического строения тканей вымерших животных и выяснение сохранности тканевых структур организмов, живших десятки тысяч лет назад, представляют несомненный общебиологический интерес. Эти исследования открывают новое направление в науке о тканях, которое может быть названо палеогистологией.

Особенно интересны исследования мягких тканей, редко сохраняющихся у ископаемых животных и, вследствие этого, наиболее слабо изученных. В частности, в литературе встречаются лишь единичные

и очень краткие упоминания о гистологических исследованиях скелетных мышц ископаемых млекопитающих. Так, при изучении мягких тканей мамонта, найденного на реке Березовке в 1901 году, Ф. А. Бялыницкий-Бирули (1909) нашел резкие изменения мышечной ткани и не смог обнаружить в мышечных волокнах никаких структур. В. В. Заленский (1909), также исследовавший мышцы Березовского мамонта, после долгих попыток выявил поперечную полосатость в изолированных мышечных волокнах, но приведенный им рисунок сделан при очень маленьком увеличении, которое не дает возможности судить о сохранности этих структур. В работе французского ученого Луи Рэ (с которой мы познакомились по рукописи, присланной на рецензию профессору А. Н. Студитскому) было проведено более подробное гистологическое изучение скелетной мышцы мамонта, найденного на реке Пясине в 1963 году. Однако, по описаниям автора мышечные волокна подверглись полному автолизу. Луи Рэ нашел в мышце хорошую сохранность коллагеновых волокон в эндо- и перимизии, а также следы оболочек жировых клеток.

Когда в нашем распоряжении оказались куски туловищных мышц шандринского мамонта Mammuthus primigenius Blum и ископаемого бизона Bison priscus Bojanus с реки Индигирки, зафиксированные в 10% нейтральном формалине, мы разрезали каждый из них на четыре части, которые затем были подвергнуты различной обработке:

1. После фиксации в свежей порции 10% нейтрального формалина в течение 5 суток мышцу поместили в дистиллированную воду на 4 суток, после чего фиксировали в жидкости Ценкера 20 часов и залили в парафин.

2. После фиксации в свежей порции 10% нейтрального формалина в течение 7 суток промывали в проточной воде 2 суток и заливали в парафин. Срезы (толщиной 10 мл) окрашивали железным гематоксилином по Рего.

3. После фиксации в свежей порции 10% нейтрального формалина в течение 5 суток промывали в проточной воде 30 минут и резали на замораживающем микротоме. Срезы (толщиной 15 мк) окрашивали гематоксилином Караччи с докраской 1% водным эозином.

4. После фиксации в свежей порции 10% нейтрального формалина в течение 2 месяцев или в течение 1 года промывали 2—3 часа в проточной воде и резали на замораживающем микротоме. Срезы (толщиной 25—30 мк) импрегнировали серебром по Бильшовскому-Грос с золочением по Лаврентьеву. Часть срезов (толщиной 20—25 мк) окрашивали гематоксилином Караччи с докраской по Маллори или азокармином по Гайденгайну.

В результате указанной гистологической обработки скелетных мышц мамонта и ископаемого бизона было выяснено, что после обезвоживания и заливки в парафин материал при резке сильно крошился. Из парафиновых блоков мышц, перефиксированных в жидкости Ценкера, не удалось получить срезов, пригодных для окраски. С трудом были получены несколько парафиновых срезов мышц, зафиксированных формалином без перефиксации в жидкости Ценкера, однако их окраска железным гематоксилином также не дала удовлетворительного результата: по периферии срезов краска полностью отдифференцировалась, а в середине — лежала плотными пятнами. Только на очень маленьких участках на границе между окрашенной и неокрашенной частями среза можно было видеть отдельные мышечные волокна, в которых выявлялась поперечная полосатость.

Материал значительно лучше резался после фиксации формалином без заливки в парафин. На замораживающем микротоме были приготовлены удовлетворительные срезы. При окраске гематоксилином Караччи с эозином на препаратах тускло видны тонкие мышечные во-

локна, розового цвета, тесно прилегающие друг к другу, в которых слабо проступает поперечная полосатость.

Поперечная полосатость гораздо отчетливее выявилась при применении метода импрегнации по Бильшовскому — Грос — Лаврентьеву. На препаратах мышц как мамонта, так и бизона хорошо видны границы мышечных волокон и поперечная полосатость, состоящая из фрагментов или мелких зерен (рис. 1, *все рисунки см. вклейки*). Ядра мышечных волокон не выявляются.

Структура мышечной ткани в целом сильно отличается от нормы. Во взятой для сравнения интактной мышце современного млекопитающего мышечные волокна толстые, поперечная полосатость состоит из отчетливо видимых дисков А и И, хорошо видны многочисленные мышечные ядра (рис. 2). Отсутствие ядер и фрагментированная поперечная полосатость в мышечных волокнах исследуемых ископаемых свидетельствуют о дегенеративных изменениях. Подобную картину можно наблюдать в мышцах современных животных в условиях трансплантации, когда часть мышечных волокон в результате ишемии подвергается дисковидному распаду.

Мышечные волокна у мамонта и бизона очевидно подверглись сильному сжатию. Несмотря на то, что мы выдерживали мышцы в воде для набухания, диаметр мышечных волокон был в несколько раз меньшим, чем у современных животных близкого вида (рис. 3, 4). Измерение диаметра* мышечных волокон у ископаемого бизона дало среднюю цифру 8,8±0,2 мк, а у современного беловежского зубра Bison bonasus L. — 55,5±2,4 мк, т. е. приблизительно в 6 раз больше. Известно, что толщина мышечных волокон изменяется в онтогенезе, она различна у разных пород одного вида и в разных мышцах того же животного. Однако по нашим (Женевская, 1956) и литературным (Ахмедов, 1968) данным эти различия в величине диаметра мышечных волокон — возрастные, породные и в зависимости от типа мышцы — не превышают 3 раз.

Кроме мышечных волокон в мышцах исследованных ископаемых выявляется соединительная ткань перимизия, окружающая мышечные пучки. При окраске по Маллори коллагеновые волокна внутримышечных соединительнотканных септ окрашиваются в интенсивно синий цвет. В рыхлой соединительной ткани, расположенной между мышечными пучками, иногда обнаруживаются четко контурированные структуры округлой формы — возможно, жировые клетки. В мышце бизона были найдены также образования, которые, вероятно, представляют собой кровеносные сосуды. Их гладкомышечная стенка не сохранилась, но по коллагеновым волокнам можно проследить ход сосудов, разветвление их на ветви, а при поперечном срезе сосуда — входное отверстие.

Изложенные результаты гистологического исследования скелетных мышц ископаемых животных показывают, что некоторые биологические структуры в определенных условиях могут сохраняться в течение чрезвычайно длительного срока — до десятков тысяч лет. При этом до известной степени сохраняется специфичность их химических компонентов.

Так, выявлены границы мышечных волокон, что может свидетельствовать об устойчивости базальной мембраны их оболочки. Базальная мембрана сарколеммы имеет соединительнотканное происхождение, а, как выяснилось на нашем материале, коллагеновый белок очень хорошо сохраняется.

Мышечные белки, хотя и сильно изменены, однако окрашиваются в характерный для них цвет, что говорит об известном сохранении их

* Методика описана в работе автора (1956).

специфичности. Поперечная полосатость, обнаруживаемая в виде зерен или фрагментов, очевидно является распавшимися дисками А, состоящими из актина и миозина. В то же время ядра мышечных волокон не выявились; это дает основание полагать, что, вероятно, дезоксирибонуклеопротеиды менее стойки, чем цитоплазменные белки.

Исследованный материал не позволил нам выяснить причины уменьшения диаметра мышечных волокон ископаемых животных по сравнению с ныне живущими.

Возможны два объяснения этого явления. Могло произойти механическое сдавление мышц массами льда, в котором находились остатки мамонта и ископаемого бизона. С другой стороны нельзя исключить вероятности высыхания мышц в результате естественной мумификации в сухом холодном климате.

Этот важный вопрос представляет широкий интерес как для биологов, так и для геологов, изучающих смену климата на нашей планете и причины вымирания видов мамонтовой фауны. Для ответа на него требуются дальнейшие специальные исследования, включающие изучение мышц искусственно мумифицированных животных.

ЛИТЕРАТУРА

Ахмедов Н. М. 1968. Морфологические особенности роста и развития скелетной мускулатуры и жироотложения балбасских овец в онтогенезе. — В кн. «Индивидуальное развитие балбасской породы овец», Изд. АН Азерб. ССР, Баку, 66—113.

Бялыницкий Бирули Ф. А. 1909. Гистологические и микрохимические наблюдения над тканями Березовского мамонта. — В кн. «Научные результаты экспедиции, снаряженной Императорской Академией Наук для раскопки мамонта, найденного на реке Березовке в 1901 году», С.-Пб., 2, 1—21.

Женевская Р. П. 1956. О росте и развитии скелетной мускулатуры в постэмбриональный период у овец. — Изв. Отд. естеств. наук АН Таджик. ССР 13, 109—123.

Заленский В. В. 1909. Микроскопические исследования некоторых органов мамонта, найденного на р. Березовке. — В кн. «Научные результаты экспедиции, снаряженной Императорской Академией Наук для раскопки мамонта, найденного на реке Березовке в 1901 году». С.-Пб., 2, 22—35.

ИЗМЕНЕНИЕ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ОБСТАНОВКИ НА РАВНИНАХ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ НА ГРАНИЦЕ ПЛЕЙСТОЦЕН — ГОЛОЦЕН, КАК ОСНОВНАЯ ПРИЧИНА ВЫМИРАНИЯ ТЕРИОФАУНЫ МАМОНТОВОГО КОМПЛЕКСА

С. В. Томирдиаро

Северо-восточный комплексный научно-исследовательский институт
ДВНЦ АН СССР

Как установлено в современной палеогеографии, холодные фазы позднего плейстоцена и особенно, поздний вюрм в Европе, сартанское время в Сибири и висконсинское время в Америке являлись эпохами крайне сухого и резко континентального климата во всей внетропической зоне Евразии и на Аляске, что связывается с мощными морскими оледенениями того времени (Величко, 1973). Больше того, в указанной зоне повсеместно господствовали весьма однообразные ландшафты типа сухой и холодной степи или тундро-степи с однообразной тундростепной фауной, т. н. позднепалеолитического мамонтового комплекса, что позволило А. А. Величко (1973) выделить здесь единую трансконтинентальную гиперзону, в которую входят и низменности Северо-Восточной Азии. И действительно, широко развитые в пределах низменностей Якутии и Чукотки своеобразные, т. н. лессово-ледовые или

едомные* отложения содержат множество костных остатков тех же позднепалеолитических мамонтов, бизонов, овцебыков, лошадей и даже сайгаков, которые столь характерны для обычных т. н. перигляциальных лессов всей внетропической Евразии (Шер, 1971; Величко, 1973). «Совершенно ясно, — пишет А. В. Шер (1971, стр. 108), — что в современных условиях Приморской низменности (северная Якутия) верхнепалеолитические животные, и в первую очередь копытные — лошади, бизоны, сайги — жить не могли. Сейчас грунты талого слоя сильно переувлажнены, очень велика заболоченность и обводненность территории».

Крайняя сухость и остепненность ландшафтов в позднеплейстоценовой Восточной Сибири доказывается также в работах Э. А. Вангенгейм (1961), В. Е. Гарутта (1965), А. А. Величко (1973), Б. А. Юрцева (1974) и многих других. Тем не менее до самого последнего времени среди геологов и мерзлотоведов господствовали представления о сильной обводненности низменностей позднеплейстоценовой Якутии и Чукотки в связи с якобы озерно-аллювиальным генезисом развитых здесь лессово-ледовых едомных отложений. Ими выдвигались представления о блуждании здесь в позднем плейстоцене множества неврезанных водотоков, о формировании здесь сплошных гигантских пойм и дельт, а также множества стариц, лайд и проточных озер (Лаврушин, 1963; Попов, 1965; Разрез новейших отложений Мамонтова гора, 1973 и др.). Конечно такие представления сами собой подразумевали, что никаких коренных изменений в природе Северо-Востока с переходом от позднего плейстоцена к голоцену не произошло. Ведь в настоящее время обширнейшие низменности Северо-Востока СССР, особенно в пределах арктического пояса, действительно, представляют собой сплошь заозеренные и заболоченные т. н. аласированные (термокарстированные) пространства, где господствует орнитофауна водоплавающих. И в то же время, как мы уже отмечали, все материалы по позднеплейстоценовой крайне сухолюбивой териофауне этих низменностей, свидетельствуют о совершенно иной природной обстановке. Больше того, до господства озерно-аллювиальной концепции, когда ледовые отложения якутских едом еще считались погребенными эмбриональными ледниками, некоторые палеогеографы уже подходили к представлению о существовании в позднеплейстоценовой Якутии настоящих перигляциальных остепненных и сухих ландшафтов и о их разрушении голоценовыми термокарстовыми явлениями. Так, И. П. Герасимов (1952, стр. 21) пишет применительно к Центрально-Якутской низменности: «на описываемой территории начался процесс постепенного преобразования приледникового ландшафта. Геоморфологическая эволюция его заключалась... в развитии термокарстовых явлений*, отмеченных формированием «озерных ландшафтов», постепенно преобразующихся в ландшафты «котловинного (аласного) типа». Наши специальные исследования показали, что аналогичный природный процесс охватил с началом голоцена и всю обширную Восточно-Сибирскую низменность и другие низменности Якутии и Чукотки. Но, разумеется, доказать это положение было невозможно без опровержения утвердившейся концепции озерно-аллювиального генезиса развитых здесь позднейплейстоценовых покровных отложений едомного комплекса. Первым против этой концепции выступил акад. Н. А. Шило (1964). Он показал, что эта концепция полностью противоречит тектонической истории региона и, что вообще предполагаемая ею полная смена знака тектонических дви-

---

* Едома — местное название образуемых лессово-ледовыми отложениями останцовых плато и холмов.

* Термокарст — проседание земной поверхности в зоне вечной мерзлоты в результате вытаивания скоплений подземного льда.

жений на Северо-Востоке Азии на границе плейстоцен—голоцен является искусственным приемом, примененным для «увязки» фактов повсеместного прекращения накопления едомного комплекса лишь в самом конце плейстоцена и его повсеместного поднятия в виде современных 35—45-метровых плато над уровнем рек и моря в голоцене. В действительности здесь продолжается длившееся в течение всего кайнозоя опускание, а не поднятие низменностей (Шило, 1971).

Автор, используя обширный материал собственных полевых исследований на севере Якутии и на Чукотке, пришел к выводу, что разви-



Рис. 1. Берег Восточно-Сибирского моря, мыс Чукочий. Лессово-ледовая формация севера Якутии. На переднем плане высокого (35 м) едомного плато монолиты вечномерзлой лессовой породы, разделяемые сингенетичными им ледяными жилами. Такое строение толщи сохраняется до самого уровня моря и маскируется оплывами лессового материала. На заднем плане видна примыкающая к едомному плато низкая термокарстово-аласная равнина.

Фото С. В. Томирдиаро

тые здесь лессово-ледовые отложения едомного комплекса генетически родственны обычным перигляциальным эоловым лессам и формировались в сходной палеоландшафтной обстановке (Томирдиаро, 1970, 1972, 1974, 1975). Автор отнес их к единой широко распространявшейся в позднем плейстоцене эолово-криогенной лессово-ледовой формации. Действительно, как показали специальные палеогеокриологические исследования, даже европейские перигляциальные лессы позднеплейстоценового возраста также формировались в условиях суровой вечной мерзлоты. Более того, в ряде европейских стран и на Русской равнине в них обнаружены полигональные псевдоморфозы по вытаявшим ныне полигонально-жильным льдам (Величко, 1973, и др.). Иначе говоря, в позднем плейстоцене до оттаивания здесь вечной мерзлоты, они представляли собой особую лессово-ледовую породу, по-видимому, весьма

* Эти плато и останцовые холмы нередко неверно трактуются в литературе, как «вторые речные террасы», что так же специально критикуется в последних работах Н. А. Шило (1971).

сходную с сохранившимися до наших дней в первичном вечномерзлом состояний отложениями едомного комплекса Якутско-Чукотско-Аляскинского региона (Томирдиаро, 1975). Из наиболее существенных, опубликованных к настоящему времени доказательств правильности этой новой концепции необходимо отметить следующее:

1 — приуроченность формирования отложений едомного комплекса к ледниковым фазам позднего плейстоцена (Баранова, Бискэ, 1964; Шер, 1971; Конищев, 1974; Томирдиаро, 1975, и др.), характеризуемым особо сухим и холодным климатом и вспышками усиленного эолового лессонакопления во всей перигляциальной зоне северных материков того времени (Величко, 1973);

2 — покровность залегания практически одновозрастных лессово-ледовых отложений на разновозрастных и разноуровенных элементах рельефа, в частности, на всех высоких речных террасах в пределах горных стран от 30 до 80-метрового уровня включительно (Разрез новейших отложений Мамонтова гора, 1973; Баранова, Бискэ, 1964; Томирдиаро, 1975);

3 — абсолютная монотонность и выдержанность гранулометрического и минералогического состава, т. е. полное отсутствие первичной слоистости при абсолютном господстве т. н. лессовой фракции (0,05—0,01 мм), составляющей в среднем 50—60% во всех изученных разрезах едом, даже при высоте обнажений в 30—40 м (Томирдиаро, Рябчун, Иванец, 1974; Томирдиаро, 1975);

4 — фациальное единство всех отложений в разрезах, т. е. отсутствие неизбежной в аллювиальных и озерно-аллювиальных отложениях смены фаций (Попов, 1965; Шер, 1971);

5 — отсутствие остатков ихтио- и малакофауны при изобилии прекрасно сохранившихся остатков сухолюбивой тундро-степной териофауны верхнепалеолитического лессового комплекса (Баранова, Бискэ, 1964; Шер, 1971);

6 — насыщенность лессовых отложений едомного комплекса автохтонными вертикально расположенными корешками травянистых растений, полости от которых столь характерны для обычных перигляциальных лессов. Также полное отсутствие древесных остатков (Попов, 1965; Шер, 1971, и др.);

7 — засоленность лессовых отложений едомного комплекса, превышающая в среднем в 4—5 раз минерализацию современной промываемой дождями почвы на самих едомах, а также всех голоценовых отложений в пределах окружающих озерных и аласных котловин и речных пойм (Томирдиаро, Рябчун, Кузнецов, Орлова, 1972);

8 — микроагрегированность лессового типа, межчастичная и биогенная порозность, просматриваемая в тонких шлифах, а также общая отмечаемая при этом «свежесть» и слабая преобразованность процессами диагенеза исходного вечномерзлого лессового материала, «который в соответствующих условиях (т. е. при оттаивании и охвате процессами облессовывания) может превратиться в лесс в классическом понимании» (Морозова, 1971, стр. 104);

9 — высокая пористость образующихся при субаэральном оттаивании едомы грунтовых блоков, т. н. байджарахов, и способность этой глубокооттаивающей и обсыхающей в летнее время породы держать высокий вертикальный откос и сохранять столбчатые отдельности высотой до 2—3 м (Томирдиаро, 1972). Как известно, это является характернейшим признаком и обычных лессов;

10 — гиперзональность в строении лессово-ледового комплекса, т. е. независимость в размерах полигональной решетки ледяных жил и их мощности от современных природных зон, их явное единство, как и единство ископаемой верхнеплейстоценовой териофауны и флоры, от арктических островов Новосибирского архипелага до Алданской впа-

дины в южной Якутии (Томирдиаро, 1972). Как известно, гиперзональность также является характернейшей чертой и обычных перигляциальных лессов Европы (Величко, 1973).

Проведенные в последнее время исследования спорово-пыльцевого состава лессово-ледовых отложений едомного комплекса показывают абсолютное господство в них пыльцы злаков, полыней и других лугово-степных трав при почти полном отсутствии древесных (Шер, 1971; Томирдиаро, Рябчун, Кузнецов, Орлова, 1972; Томирдиаро, Рябчун, Иванец, 1974; Томирдиаро, 1975). При этом следы наибольшей ксерофитизации ландшафтов отмечаются иногда в толщах, содержащих наиболее мощные льды, что в частности характерно для опорного обнажения лессово-ледового комплекса Мус-Хая. Спорово-пыльцевая диаграмма этого обнажения, показывающая отмеченную закономерность, опубликована автором (Томирдиаро, 1975). Поэтому возникает вопрос — как же в условиях сухой лессовой степи формировались такие льды. На этот вопрос отвечают некоторые известные исследования формирования современных подземных жильных льдов. Они показали, что значительную роль в формировании ледяных жил играет не затекание в морозобойные трещины воды, а сублимационное льдообразование, т. е. выпадение кристаллов льда, — так называемой глубинной изморози, прямо из проникающего в подземную трещину воздуха. Б. И. Втюрин (1975, стр. 84) специально отмечает: «нередки случаи находок жил, почти целиком сложенных сублимационным материалом. Описанные нами жилы в бугре пучения близ Усть-Янска на р. Яне, видимо, почти целиком сложены сублимационным льдом». В пользу этого также свидетельствует очень большое содержание пузырьков ксеногенного воздуха в жильных льдах едомного комплекса, достигающее 8—10% (Томирдиаро, 1975). Как отмечает П. А. Шумский (1959, стр. 301) это «обилие включений воздуха прежде ошибочно считалось свидетельством фирнового происхождения каменного льда». Вероятно, таким же образом формировались сингенетические жильные льды и в обычных перигляциальных лессах Европы, и на Русской равнине, где общая криоксеротичность ландшафтов эпохи их формирования не вызывает сомнений (Величко, 1973).

Но если резкие климатические изменения в голоцене привели к полной ликвидации вечной мерзлоты в Западной Евразии и к диагенетическому преобразованию лессово-ледовой формации в обычный перигляциальный лесс, то на Северо-Востоке Азии и на Аляске эти отложения в значительной мере уцелели в виде лессово-ледовых едом. Поэтому мы их считаем реликтом первичной позднеплейстоценовой лессово-ледовой формации, сохранившимися в зоне наиболее устойчивой вечной мерзлоты. Американские геологи считают лессово-ледовые иллинойские и висконсинские отложения Аляски настоящим лессом (Реве, 1968). Полностью поддерживая эти представления в части определения эоловой природы пылевого осадка, мы, однако, считаем необходимым отличать эту породу от обычного уже не содержащего льда перигляциального лесса, выделяя ее в качестве особой лессово-ледовой формации. В целом проведенный анализ позволяет придти к выводу, что в позднем плейстоцене на огромных просторах Европы, Западной Сибири, Восточной Сибири и Аляски, а также, по-видимому, на обсыхавшем арктическом шельфе господствовал очень однообразный ландшафт лессово-ледовых остепненных равнин. Именно этим можно объяснить и необычайную однородность фауны того времени и ее практически сплошное распространение по всем этим огромным регионам. Не удивительно, что видовые различия между позднеплейстоценовыми лошадями, бизонами, овцебыками, мамонтами и другими представителями этой фауны ощущаются здесь весьма слабо. Становится также понятным каким образом даже такие животные, как сайга и як, смогли

достигнуть аркто-берингийского моста и проникнуть по нему на Аляску (Томирдиаро, 1974). С позиций изложенной нами концепции становятся объяснимыми многие выводы палеозоологов по проблеме существования на севере Якутии и на Чукотке позднепалеолитической криоксеротической мамонтовой фауны. Так, становится понятным парадоксальный на первый взгляд вывод А. В. Шера (1971, стр. 109) о том, что поскольку по таким вязким и заболоченным, как ныне, грунтам в Приморской низменности на севере Якутии не могли быстро передвигаться крупные копытные, то «приходится допустить, что инсоляция была достаточно сильной для пересыхания верхних слоев грунта». Полностью увязывается с изложенной концепцией и другой вывод А. В. Шера (1971, стр. 110): «сравнение условий обитания ископаемой сайги с современной позволяет сделать вывод о малой мощности снежного покрова и холодном сухом климате, о существовании (на Приморской низменности северной Якутии) тундро-степной растительности ксерофитного облика». И насколько не вяжутся эти выводы с воспринятой тем же А. В. Шером аллювиальной концепцией генезиса едомных отложений, требующей признания заболоченности и заозеренности, а не сухости палеоландшафтов. Вот почему А. В. Шер, углубившись в вопросы геологии и мерзлотоведения, впал в ряд принципиальных ошибок, из которых прежде всего следует отмести попытку отчленения отложений сартанского времени от основного едомного комплекса. Очевидно, именно несоответствие явной сухости палеоландшафтов позднего плейстоцена на Приморской низменности Северной Якутии с поддерживаемой А. В. Шером аллювиальной концепцией формирования едомных отложений и заставило его ограничить время формирования лессово-ледовых отложений едомного комплекса только зырянским временем. Полная несостоятельность этого положения подтвердилась к настоящему времени многими радиоуглеродными датировками отложений лессово-ледового едомного комплекса, полностью подтверждающими их сартанский возраст (Конищев, 1974; Томирдиаро, 1975). В частности радиоуглеродные датировки остатков травянистой растительности, взятой нами из опорного обнажения лессово-ледовых толщ северной Якутии Мус-Хая (на р. Яне), показали, что лессово-ледовая толща на глубине 15,5 м от поверхности формировалась 23360±720 лет назад, а на глубине 2 м она заканчивала свое формирование 11500± ±210 лет назад (Томирдиаро, 1975, стр. 184). Также Н. К. Верещагин (1972, стр. 137) отмечает, что датировка остатков берелехских мамонтов в 12 тыс. лет означает, что «костеносный слой формировался, очевидно, в самом конце накопления мощных ископаемых льдов и лессовидных суглинков, описанных В. И. Кайялайненом и Ю. Н. Кулаковым под именем Ойягосской свиты». Таким образом, выделенная А. В. Шером для сартанского времени северной Якутии особая Алешкинская свита, слагаемая не лессово-ледовым осадком, а малольдистым песком, отнюдь не может замещать или сменять во времени едомную свиту. Она лишь может относиться к фации местных эоловых пустынь, типа обнаруженных В. В. Колпаковым позднеплейстоценовых пустынь на западе того же региона в нижнем течении р. Лены (Колпаков, 1973). Поэтому в отличие от А. В. Шера можно утверждать, что сартанские сайга, лошадь и другие обитатели ровных степных пространств не заселяли подобную современной сильно термокарстированную, крайне пересеченную территорию — т. н. едомно-термокарстовый ландшафт, но обитали в условиях еще не термокарстированной и не расчлененной до самого конца сартанского времени первичной лессово-ледовой равнины в пределах всей Восточно-Сибирской низменности.

С началом голоцена произошло вскрытие ранее сплошного ледяного панциря в Арктическом бассейне (Томирдиаро, 1970). Это привело к резкому увеличению влажности климата. Порожденные этим увлаж-

нением климата бесчисленные термокарстовые озера северной Якутии и Чукотки начали разрушать и разрушают местные лессово-ледовые равнины с самого начала голоцена до настоящего времени (Томирдиаро, 1972). Все имеющиеся материалы по абсолютному возрасту озерных и аласных термокарстовых отложений в Якутии показывают их голоценовое происхождение (Баранова, Бискэ, 1964; Ложкин, Прохорова, Парий, 1975). В Приморской низменности на севере Якутии добавочным датировочным признаком является характерная насыщенность озерных и аласных отложений древесными макроостатками времен голоценового оптимума, тогда как сейчас в этой зоне господствует арктическая тундра. Создавшаяся в голоцене гумидность ранее аридной арктической зоны и прекращение минерального эолового осадконакопления обеспечили угнетение и вытеснение ксерофитной степной растительности и к широкому развитию сообществ заболоченных тундр. Очень показательно в этом отношении сохранение до наших дней небольших участков реликтовых злаковых степей в Якутии и даже на севере Чукотки (Юрцев, 1974).

Одновременно в континентальной субарктической зоне произошло «надвигание светлохвойной тайги на более древние и обширные безлесные лугово-степные пространства» (Герасимов, 1952, стр. 20). В целом рассмотренные нами события позволяют говорить о настоящей ландшафтной катастрофе, разыгравшейся на равнинах Северо-Востока Азии, как, впрочем, и на остальных равнинах перигляциальной зоны на границе позднего плейстоцена и голоцена. Именно в этой катастрофе автор усматривает причину быстрого вымирания в голоцене богатейшей позднепалеолитической териофауны, обитавшей на равнинах Северо-Востока. Здесь, как и везде в Евразии и Северной Америке, не сохранилось позднеплейстоценовой перигляциальной природной обстановки. Мамонты, бизоны, лошади, сайги, овцебыки и др. представители этой фауны могли существовать только в очень сухом климате, в условиях остепненных высокопродуктивных ландшафтов, при обязательной твердости, т. е. иссушенности почвы летом, и малоснежности зим. В заключении можно провести параллель между голоценовым преобразованием природы и ситуациями в предыдущие межледниковья. Очень вероятно, что мамонты, шерстистые носороги, сибирские бизоны и лошади могли бы вполне благополучно существовать ныне в целинных ландшафтах Забайкальской холодной и сухой степи, и в ряде других мест, сохраняющих основные черты позднеплейстоценового перигляциального гиперландшафта. Однако, возросшая в голоцене, особенно с появлением конных номадов, общая истребительность охот при одновременном резком ухудшении ландшафтных условий и соответствующем резком сокращении ареалов обитания позднепалеолитических млекопитающих привели к вымиранию многих из них. В прошлые же межледниковья они смогли пережить аналогичные ухудшения природной среды, так как им не сопутствовали истребительные охоты в местах локального сохранения видов.

ЛИТЕРАТУРА

Баранова Ю. П., Бискэ С. Ф. 1964. Северо-Восток СССР, изд. «Наука», М.: 1—292.

Вангенгейм Э. А. 1961. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогеновых отложений севера Восточной Сибири. М., изд-во Тр. Геол. ин-т., 48: 1—184.

Величко А. А. 1973. Природный процесс в плейстоцене. Изд. «Наука», М.: 1—256.

Верещагин Н. К. 1972. О происхождении мамонтовых кладбищ. В сб. «Природная обстановка и фауны прошлого» вып. 6. Изд. «Наукова думка». Киев: 131—148.

Гарутт В. Е. 1965. Ископаемые слоны Сибири. Тр. н.-и. ин-та геол. Арктики, 143. «Недра», М.: 106—130.

Герасимов И. П. 1952. Современные пережитки позднеледниковых явлений вблизи самой холодной области мира. Изв. АН СССР, серия геогр. 5.
Конищев В. Н. 1974. Возраст подземных льдов Яно-Индигирской низменности. Сб. «Проблемы криолитологии», IV Изд. МГУ, М.: 110—114.
Колпаков В. В. 1973. Палеогеографическое значение четвертичных эоловых отложений севера Восточной Сибири. Сб. «Некоторые вопросы региональной геологии». Изд., МГУ, М.: 38—42.
Лаврушин Ю. А. 1963. Аллювий равнинных рек субарктического пояса и перигляциальных областей материковых оледенений. Изд. АН СССР, М.: 1—266.
Ложкин А. В., Прохорова Т. П., Парий В. П. 1975. Радиоуглеродные датировки и палинологическая характеристика отложений аласного комплекса Колымской низменности. Доклады АН СССР», 224, 6: 1395—1398.
Морозова Т. Д. 1971. К характеристике лессовидных отложений Центральной Якутии. Изв. АН СССР, сер. географ. 5, 1971: 95—104.
Попов А. И. 1965. Подземный лед в четвертичных отложениях Яно-Индигирской низменности, как генетический и стратиграфический индикатор. Сб. «Основные проблемы изучения четвертичного периода». Изд. «Наука», М.: 278—285.
Разрез новейших отложений Мамонтова гора. Изд. МГУ, М., 1973: 1—198.
Томирдиаро С. В. 1970. Оледенение Арктического морского бассейна в плейстоцене и его связь с наземным и подземным оледенением суши. В сб.: Гляциологич. исследования в полярных странах. Гидрометиздат, Л.
Томирдиаро С. В. 1972. Вечная мерзлота и освоение горных стран и низменностей. Магадан. кн. изд-во: 1—174.
Томирдиаро С. В. 1974. Голоценовое термоабразионное формирование шельфа восточно-арктических морей СССР. «Доклады Акад. наук СССР», том 219, № 1: 179—182.
Томирдиаро С. В. 1975. Лессово-ледовая формация верхнеплейстоценовой гиперзоны в северном полушарии. Сб. «Геологические исследования на Северо-Востоке СССР Труды СВКНИИ, вып. 68, Магадан: 170—197.
Томирдиаро С. В., Рябчун В. К., Кузнецов Ю. В., Орлова З. В. 1972. Лессово-ледовый покров Северной Якутии и Новосибирских островов, как продукт развевания шельфа», «Колыма», II: 38—42.
Томирдиаро С. В., Рябчун В. К., Иванец Б. С. 1974. Физико-географическая обстановка и особенности формирования лессово-ледового покрова на равнинах Северо-Востока Азии. «Геология и Геофизика», 7, изд. «Наука», Новосибирск: 47—61.
Шер А. В. 1971. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена Крайнего Северо-Востока СССР и Северной Америки. Изд. «Наука», М.: 1—312.
Шило Н. А. 1964. К истории развития низменностей субарктического пояса Северо-Востока Азии. «Тектоника и глубинное строение Северо-Востока СССР». Магадан: 154—168.
Шило Н. А. 1971. Перигляциальный литогенез в общей схеме процесса континентального породообразования. Сб. «Перигляциальные процессы». Магадан: 3—56.
Шумский П. А. 1959. Подземные льды. Сб. «Основы геокриологии», часть 1, изд. АН СССР, М.: 274—327.
Юрцев Б. А. 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Изд. «Наука», Л.: 1—160.

Pewe Troy L. Loess deposits of Alaska. Internationale Geological Congress, 8, Academia Czechoslovakia, Prague: 297—309.

УВЕЛИЧЕНИЕ ВЛАЖНОСТИ КЛИМАТА НА ГРАНИЦЕ ПЛЕЙСТОЦЕНА И ГОЛОЦЕНА — ОДНА ИЗ ПРИЧИН ВЫМИРАНИЯ МАМОНТОВ

Д. Д. Квасов

Институт озероведения АН СССР

Вымирание мамонтов произошло, когда суровые климатические условия, существовавшие во время позднечетвертичного оледенения, сменились условиями, близкими к современным. По последним данным (Арсланов, 1975) своего максимального распространения последнее оледенение достигло 17—18 тыс. лет назад. Около 17 тыс. л. н. началось быстрое отступление ледников и 10—11 тыс. л. н. их граница находилась уже в южной Финляндии и в средней Швеции. Примерно 8 тыс. л. н. европейский ледниковый покров полностью исчез. От мак-

симума оледенения до его исчезновения прошло менее 10 тыс. л. Изменения климата происходили еще быстрее. Вероятно, он был почти столь же суров, как во время максимума оледенения еще 12,5 тыс. л. н. После этого последовало два потепления — бёллинг (12,5—12,2 тыс. л. н.) и аллерёд (12—11 тыс. л. н.), разделявшиеся кратковременным похолоданием (средний дриас). Во время аллерёда климатические условия уже значительно приблизились к современным. Но затем в позднем дриасе (11—10 тыс. л. н.) вновь произошло сильное похолодание. В течение пребореала (10—9,5 тыс. л. н.) холодный климат сменился теплым, уже довольно близким к современному. Переход от ледникового климата к послеледниковому произошел за 3 тыс. лет.

Существует мнение, что ледниковый климат был не только холодным, но и влажным. Оледенениям на севере якобы соответствовали плювиальные (дождливые) эпохи на юге. Такая точка зрения зародилась в начальный период разработки ледниковой теории. Она, вероятно, базировалась на наблюдениях над изменениями погоды — в периоды с высокой температурой обычно выпадает мало осадков. Пока не было разработано методов абсолютного датирования четвертичных отложений, любые признаки увеличения влажности на юге — изменения флоры и фауны, трансгрессии озер и др. — рассматривались многими авторами как происходившие во время оледенений. До сих пор положение о соответствии дождливых эпох оледенениям повторяется во многих учебниках и энциклопедиях.

Но уже вскоре после того, как это положение было выдвинуто, появились сомнения в его правильности. Одним из первых такие сомнения высказал палеонтолог А. Неринг. Свою точку зрения он изложил в нескольких статьях, выходивших начиная с 1876 года, и в специальной монографии (Nehring, 1890). По его мнению в начальные периоды оледенений в приледниковой области существовала тундра, которая сменялась затем ландшафтами степного типа. В этих ландшафтах обитали тушканчики, сурки, суслики, полевки, а из крупных животных — сайгаки, лошади, волосатые носороги.

Исследования последних десятилетий полностью подтвердили правоту А. Неринга. Для выделенного В. И. Громовым верхнепалеолитического комплекса фауны наиболее характерны животные, которые могли обитать только на обширных открытых пространствах, обладавших достаточно плотным грунтом, снежным покровом небольшой толщины и травянистой растительностью (Вангенгейм, 1961; Верещагин, 1971; Гарутт, 1965; Кузьмина, 1971; Флеров, 1965; Формозов, 1946; Шер, 1971, и др.). Из крупных травоядных млекопитающих в этот комплекс входили мамонт, волосатый носорог, бизон, лошадь, северный олень, бык, овцебык, сайга, як. Лесные копытные (лось, благородный олень и др.) встречались весьма редко.

К таким же выводам о характере приледниковых ландшафтов привели данные палеоботаники. Анализ истории флоры Сибири привел В. В. Ревердатто (1940) к выводу о том, что в период отступления ледников господствовал холодный и сухой климат, под влиянием которого острова лиственничных лесов сильно сокращались или даже совсем исчезали. На всей не покрытой ледниками территории Сибири возникала единая зона тундростепного характера. В конце сороковых годов эти выводы получили прямое подтверждение на основе данных спорово-пыльцевого анализа (М. П. Гричук, В. П. Гричук, 1950, 1960). В ходе предыдущих исследований была отмечена большая роль в спектрах приледниковой растительности пыльцы ивы. В. П. Гричук показал, что за пыльцу ивы ошибочно принималась пыльца полыни. Это в корне изменило представление о характере перигляциальных ландшафтов, существовавших во время максимумов оледенений и в период их отступления. До этого они рассматривались как тундры с участками

лугов и лесов. Теперь же признано, что очень важную роль играли растительные сообщества степного типа с участием полыни, маревых, эфедры и других ксерофитов, а также злаков. Наряду с этим существовали тундровые и лесные сообщества. На юге приледниковые тундро-степи переходили в холодные лесостепи, а еще южнее находились степи. Сплошная лесная зона исчезала, а отдельные ее фрагменты сохранялись главным образом в горных районах.

Эта схема, подробно разработанная для территории восточной Европы (Гричук, 1973), получила в последние годы полное подтверждение также в трудах западноевропейских исследователей (Frenzel, 1968; Hammen et al., 1971). Ландшафты степного типа во время позднечетвертичного оледенения были распространены также в Средиземноморской области. Об этом свидетельствует несколько спорово-пыльцевых диаграмм, полученных в Испании, Италии и Греции. Особенно выразителен разрез, полученный вблизи г. Солоники (анализы Т. А. Виймстры), сокращенная диаграмма которого опубликована в книге А. А. Величко (1973, рис. 7). Во время холодных периодов позднего плейстоцена содержание пыльцы полыни и маревых достигало 80—90% (от общего количества всей пыльцы). В голоцене же 50—70% составляла пыльца дуба.

В Сибири подробные исследования были проведены палинологами Института геологии АН СССР (Гитерман, Голубева, Заклинская и др., 1968). По их данным, во время максимума и отступления позднечетвертичного оледенения «большая континентальность и сухость климата привели к тому, что древесная растительность претерпела наибольшую деградацию, а ксерофиты достигали наибольшего развития. К югу от границ покровного оледенения располагалась зона перигляциальной растительности тундростепного характера. Древесная растительность играла весьма небольшую роль. Зона перегляциальных степей занимала южную часть Сибири» (с. 219—220). На аридные условия, существовавшие в Сибири во время оледенений, указывал Э. И. Равский (1965, 1972). По данным Э. А. Вангенгейм (1961; Вангенгейм, Равский, 1965) и А. В. Шера (1971) в перигляциальных тундростепях Сибири наиболее часто встречались мамонты, бизоны, лошади и северные олени. В степях на юге Сибири обитали волосатые носороги, лошади, бизоны, куланы, мамонты же встречались редко. В современной растительности северо-восточной Азии сохранились многочисленные реликты тундростепной растительности (Юрцев, 1974).

Важное значение для суждения о характере приледниковых ландшафтов имеют данные о генезисе покровных отложений, главным образом лессов и лессовидных отложений. Согласно теории эолового происхождения лесса, которая для приледниковой зоны была разработана П. А. Тутковским (1899), сухие ветры, дующие со стороны ледника, переносили пыль, которая отлагалась на территории холодных степей, образуя горизонты лессов. Эта теория была подвергнута критике Л. С. Бергом (1916, 1960), который показал, что лесс является продуктом выветривания и почвообразования в условиях сухого климата. Дискуссия о происхождении лесса продолжается до сих пор. При всей противоположности взглядов некоторые положения, однако, признаются всеми исследователями. Общепризнано, что горизонты лессов формировались во время оледенений, разделяющие же их горизонты погребенных почв — во время межледниковий и межстадиалов (Веклич, 1968; Величко, 1973; Волков и др., 1969). Также общепризнано, что лессы образуются в условиях сухого климата — это признают и эоловая, и почвенная и все другие теории происхождения лесса.

На аридные условия указывают также данные об эоловых формах рельефа и отложениях, формировавшихся во время оледенений. Особенно хорошо сохранились формы, которые образовались в позднелед-

никовое время, перед самым началом голоцена. Они известны в пределах Полесья (Тутковский, 1899), в Западной Сибири (Волков и др., 1969), в Якутии (Колпаков, 1970).

Вместе с тем имеется целый ряд фактов из области палеогидрологии, которые как будто бы указывают на высокую влажность климата ледниковой эпохи. У края ледника существовали обширные приледниковые озера, в долинах формировались надпойменные террасы, происходили трансгрессии Каспия. Подробный анализ показал, что все эти явления могли происходить в условиях сухого климата (Квасов, 1975а). Приледниковые озера формировались в результате того, что край ледника подобно огромной плотине преграждал реки, в результате чего они выходили из берегов и затопляли обширные территории. Уровень озера устанавливался на высоте самой низкой седловины между окружающими возвышенностями (порога стока). Иногда высота порога стока понижалась в результате размыва. Наступающий ледник мог перекрыть порог стока, в результате чего уровень озера повышался.

Во время максимума валдайского оледенения сток из озер шел через главный водораздел Восточно-Европейской равнины на юг. Существование системы озер в низинах, примыкающих к верхнему течению Волги, указывает на то, что до валдайского оледенения сток из этого района происходил в северном или в северо-западном направлении. В Западной Сибири крупнейшее в мире Мансийское приледниковое озеро с уровнем 125—130 м существовало во время максимального оледенения; оно имело сток на юг через Тургайские ворота (Волков, Волкова, 1975). Озеро существовало, когда ледники, двигавшиеся с северного Урала и с Средне-Сибирского плоскогорья, соединялись между собой. В позднечетвертичное время, когда между этими ледниками оставался промежуток, уровень озера не поднимался выше 60—70 м. Озеро, существовавшее в Лено-Вилюйской низине, образовалось в результате запруживания долины Лены ледниками, спускавшимися с Верхоянского хребта.

Все эти озера существовали в условиях, когда сток в их водосборных бассейнах уменьшался в еще большей степени, чем испарение с водной поверхности. Недостаток воды, поступавшей с непокрытой ледником площади, с лихвой компенсировался поступлением в озера вод с окраин обширных ледниковых щитов.

Низкие надпойменные террасы речных долин (их часто называют боровыми террасами) сформировались не в результате увеличения стока (когда якобы существовали широкие разливы), а под влиянием уменьшения водности рек и увеличения их мутности во время оледенения. Те реки, которые получали ледниковое питание и увеличивали свою водоносность, имели в то же время особенно высокую мутность — в них поступала значительная часть наносов, выносимых ледниковыми водами. Поэтому надпойменные террасы формировались также в долинах этих рек. Такие террасы известны в средней и южной частях Восточно-Европейской равнины (Днепр, Ока, Волга от Плеса до Казани, Кама и многие другие реки) и Сибири.

В последние годы достигнуты большие успехи в изучении позднечетвертичной истории Каспия. Радиоуглеродные и урановые датировки показали, что хвалынская трансгрессия, когда уровень поднимался до отметки +48 м, происходила в интервале времени 18—13 тыс. лет назад. После этого во время манглышлакской регрессии (вероятно, в интервале 13—10 тыс. л. н.) уровень падал почти на 40 м ниже современного (до отметки порядка минус 65 м). Уровни, близкие к современным, установились около 8 тыс. л. н. Хвалынская трансгрессия была вызвана не увлажнением климата, а резким увеличением водосборного бассейна и притоком ледниковых вод. В интервале 18—1.5 тыс. л. н.

в бассейн Волги попадали ледниковые воды со всей периферии ледников Валдайской возвышенности до Урала, а также сток из водосборных бассейнов Сев. Двины, Мезени и Печоры. Позднее, когда на северо-западе Восточно-Европейской равнины сток из приледниковых озер получил западное направление, на северо-востоке продолжался сток на юг (Лавров, 1975; Квасов, 1975б). Уровень Каспия в это время снизился до отметки 0 м. Когда же 13—12,5 тыс. л. н. образовался промежуток между Скандинавским и Баренцевым (Новоземельским) ледниковыми щитами, сток на север из водосборных бассейнов Сев. Двины, Мезени и Печоры возобновился, а приток в Каспий и его уровень в условиях аридного климата позднеледниковья резко снизилис. Только в голоцене, когда влажность климата резко возросла, уровень Каспия стал близок к современному.

В последнее время получены интересные данные по истории Арала (Вейнбергс, Стелле, 1975; Квасов, 1975в). В позднеледниковое время он был небольшим озером, на дне которого отлагались соли, а в голоцене сильно увеличил свои размеры и получил сток по Узбою. Напрашивается аналогия с мангышлакской регрессией и новокаспийской трансгрессией. Стадии подобной хвалынской трансгрессии на Арале не было — его водосборный бассейн никогда не был больше современного.

Причины аридизации климата во время оледенения неразрывно связаны с историей его развития (Kvasov, 1971; Квасов, 1972, 1973, 1975б). Первоначально ледниковые щиты возникали в Скандинавии, где большое количество снега и прохладное лето благоприятствуют росту ледников. В дальнейшем ледники уже сами охлаждали окружающие районы и увеличивались до огромных размеров. В результате понижался уровень океана и в сушу превращались обширные пространства шельфов. Это способствовало росту ледников полярных районов. К Скандинавскому ледниковому щиту добавлялся Баренцев щит. Они представляли собой в сущности огромные горные плато, высотой до 3,5 км, над которыми господствовал постоянный антициклон. Барьер из ледниковых щитов тянулся почти от полюса до Карпат. Южнее находились горы, также покрытые ледниками. Все это создавало мощное препятствие для широтной циркуляции атмосферы в умеренных широтах. В результате воздушные массы, несущие влагу с северной Атлантики, не могли достичь восточной и южной периферии ледников. Их баланс нарушался и они начинали отступать. Отступление ледников умеренных широт приводило к повышению уровня океана. В результате увеличивалось образование айсбергов на границах Баренцева ледникового щита, и он также отступал.

В Северной Америке ледники простирались от Атлантического до Тихого океана. Они не могли помешать воздушным массам, несущим влагу с Тихого океана, достигнуть юго-западных районов материка. Там во время оледенений действительно были плювиальные эпохи. Но в центральных районах Северной Америки происходило формирование лессов, что свидетельствует об аридизации климата.

Насколько известно, за единственным исключением (юго-запад Северной Америки), климат всех районов Земли во время максимумов оледенений и в периоды их отступления становился более аридным. Для Южной Америки такой вывод был сделан на основе палинологических данных (Hammen, 1972). В Африке широко известное увлажнение Сахары уже давно датируется ранним и средним голоценом (Капо-Рей, 1958). Согласно радиоуглеродным датировкам озера восточной Африки и оз. Чад имели максимальные уровни около 9 тыс. л. н., в предыдущее же позднеплейстоценовое время уровни были гораздо ниже современных; многие озера высыхали совсем (Butzer at al., 1972). Подобные данные имеются также для Иранского нагорья, Индостана, Австралии, Новой Зеландии и других районов.

Все сказанное выше заставляет присоединиться к мнению тех исследователей, которые главной причиной вымирания мамонтов и других животных, входивших в верхнепалеолитический комплекс, считают изменения климата на рубеже плейстоцена и голоцена (Верещагин, 1971; Гарутт, 1965; Кузьмина, 1971; Флеров, 1965; Формозов, 1946; Шер, 1971, и др.). Эти изменения произошли за очень короткое время между 2,5 и 9,5 тыс. л. н. Холодный и сухой климат сменился относительно теплым и влажным. Место приледниковой тундростепи заняли леса и тундры.

Подобные же условия, вероятно, возникали в начале межледниковий. Особенно неблагоприятным для фауны, подобной мамонтовой, был климат микулинского межледниковья. В то время, однако, полного вымирания не произошло. Небольшие стада мамонтов и других животных возможно сохранялись в «убежищах» — относительно небольших участках, в которых существовали условия, похожие на приледниковые. Примером такого убежища может служить северная часть Гренландии и Канадский архипелаг, где теперь обитает овцебык. С наступлением нового оледенения фауна могла вновь широко расселиться.

Но в начале голоцена мамонтам и другим животным «помог» вымереть человек. Охота, вероятно, подорвала условия существования небольших стад, сохранявшихся в убежищах, и привела к положению, когда каждое следующее поколение животных становилось меньше предыдущего, пока они не вымерли совсем.

ЛИТЕРАТУРА

Арсланов Х. А. 1975. Радиоуглеродная геохронология верхнего плейстоцена Европейской части СССР Бюлл. Комис. по изуч. четвертичн. пер., 43, 3—25.

Берг Л. С. 1916. О происхождении лёсса. Изв. Русск. Геогр. об-ва, 52, 8, 579—647.

Берг Л. С. 1960. Лёсс как продукт выветривания и почвообразования. Избр. тр., 3, М., 374—528.

Вангенгейм Э. А. 1961. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогеновых отложений севера Восточной Сибири. Тр. Геол. инст. АН СССР, 48, 1—184.

Вангенгейм Э. А., Равский Э. И. 1965. О внутриконтинентальном типе природной зональности Евразии в четвертичном периоде (антропогене). В кн.: Междунар. геол. конгресс, XXII сессия, докл. сов. геол., пробл. 16 ж. Проблемы стратиграфии кайнозоя. М., 128—141.

Вейнбергс И. Г., Стелле В. Я. 1975. История развития Арала в позднем плейстоцене и голоцене. В кн.: История озер и внутренних морей аридной зоны. Л., 53—64.

Веклич М. Ф. 1968. Стратиграфия лёссовой формации Украины и соседних стран. Киев, 1—238.

Величко А. А. 1973. Природный процесс в плейстоцене. Изд. «Наука», М., 1—256.

Верещагин Н. К. 1971. Охоты первобытного человека и вымирание плейстоценовых млекопитающих в СССР. Тр. Зоол. инс-т. АН СССР, 49, 200—232.

Волков И. А., Волкова В. С. 1975. Великая приледниковая система стока Сибири. В кн.: История озер в плейстоцене. Л., 133—140.

Волков И. А., Волкова В. С., Задкова И. И. 1969. Покровные лессовидные отложения и палеогеография юго-запада Западной Сибири в плиоценчетвертичное время. Новосибирск, 1—332.

Гарутт В. Е. 1965. Ископаемые слоны Сибири. Тр. н.-и. инст. геол. Арктики, 143, 1965, 106—130.

Гитерман Р Е., Голубева Л. В., Заклинская Е. Д. и др. 1968. Основные этапы развития растительности северной Азии в антропогене. Тр. Геол. ин-та АН СССР, 177, 1—272.

Гричук В. П. 1973. Растительность. В кн.: Палеогеография Европы в позднем плейстоцене. М., 182—219.

Гричук М. П., Гричук В. П. 1950. К вопросу о характере приледниковых ландшафтов северо-восточной Прибалтики. Вопросы географии, вып. 23, 121—143.

Гричук М. П., Гричук В. П. 1960. О приледниковой растительности на территории СССР. В кн.: Перигляциальные явления на территории СССР. М., 66—100.

Квасов Д. Д. 1972. Великий глетчер. Понять и остановить! Знание — сила, 10, 18—21.

Квасов Д. Д. 1973. Гипотеза о возможных причинах четвертичного оледенения. Изв. АН СССР, сер. геогр., 4, 1973, 79—83.

Квасов Д. Д. 1975а. Позднечетвертичная история крупных озер и внутренних морей Восточной Европы. Л., 1—276с.
Квасов Д. Д. 1975б. О связи между развитием Баренцева ледникового щита и трансгрессиями Каспия. В кн.: История озер в плейстоцене. Л., 127—133.
Квасов Д. Д. 1975в. О позднечетвертичной истории Арала. В кн.: История озер и внутренних морей аридной зоны. Л., в., 73—79.
Колпаков В. В. 1970. Об ископаемых пустынях нижнего течения р. Лены. Бюлл. Комис. по изуч. четвертичн. пер., 37, 75—82.
Кузьмина И. Е. 1971. Формирование териофауны Северного Урала в позднем антропогене. Тр. Зоол. инс-т. АН СССР, 49, 44—122.
Лавров А. С. 1975. Позднеплейстоценовые подпрудные озера на северо-востоке Русской равнины. В кн.: История озер в плейстоцене. Л., 119—127
Равский Э. И. 1965. О соотношении оледенений и плювиалов в северной Азии. В кн.: Четвертичный период и его история. М., 142—156.
Равский Э. И. 1972. Осадконакопление и климаты внутренней Азии в антропогене. Изд. «Наука». М., 1—336.
Ревердатто В. В. 1940. Основные моменты развития послетретичной флоры средней Сибири. Сов. ботаника, 2, 1940, 48—64.
Тутковский П. А. 1899. К вопросу о способе образования лёсса. Землеведение, 6, 1—2, 1899: 213—311.
Флёров К. К. 1965. О происхождении фауны Канады в связи с историей Берингии. В кн.: Четвертичный период и его история. М., 121—128.
Формозов А. Н. 1946. Снежный покров в жизни млекопитающих и птиц СССР М., 1—152.
Шер А. В. 1971. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего северо-востока СССР и Северной Америки. Изд. «Наука», М., 1—312.
Юрцев Б. А. 1974. Степные сообщества Чукотской тундры и плестоценовая «тундро-степь». Ботан. журн., 59, 4: 484—501.

Butzer K. W. et al. 1972. Radiocarbon dating of East African lake levels. Science, 175, N 4027, 1069—1072.
Frenzel B. 1968. Grundzüge der pleistozänen Vegetationsgeschichte Nord-Eurasiens. Weisbaden, XII: 1—326.
Hammen T. van der. 1972. Changes in vegetation and climate in the Amazon basin and surrounding areas during the Pleistocene. Geol. en Mijnbouw, 51, 6: 641—643.
Hammen T. van der, Wijmstra T. A., Zagwijn W. H. 1971. The floral record of the Late Cenozoic of Europe. In the book: Tukerian K. K. (editor). The Late Cenozoic glacial ages. New Haven, London: 391—424.
Kvasov D. D. 1971. Postulate einer Eiszeit-Theorie. Eiszeitalter und Gegenwart, 22: 178—187.
Nehring A. 1890. Ueber Tundren und Steppen der Jetzt- und Vorzeit mit besondere Berücksichtigung ihrere Fauna. Berlin, VIII: 1—257.

В. Н. ТАТИЩЕВ — ПЕРВЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬ МАМОНТА В РОССИИ

А. Н. Иванов

Ярославский Государственный педагогический институт

Заслуги видного представителя петровской «ученой дружины» В. Н. Татищева (1680—1750 г.) в истории отечественной палеонтологии, как и в других науках, определяются не только его личным творческим вкладом, но и деятельностью как организатора науки. Не личная слава и почести в ученом мира, а польза государственная, общественная, побуждали его к этому. Споры о происхождении мамонтовых костей привлекли его внимание к мамонту. Ему он посвятил три статьи.

Как видно из первой статьи В. Н. Татищева (1725) о мамонте, он хорошо понимал, что для решения загадки нужно было добыть целый скелет зверя. Исследование отдельных костей и бивней, бывших в его распоряжении, не давало нужного ответа. Бивень весом 183 фута он подарил Петру, который передал его в Кунсткамеру. В результате беседы с Петром о мамонте В. Н. Татищев получил от него указ, которому суждено было сыграть примечательную роль в истории палеонтологии. Он должен был передать сибирскому губернатору о разыскании

«неповрежденного скелета» мамонта. Устные указы имели одинаковую с письменными силу, но их нет среди опубликованных петровских указов. Дату указа Татищев не назвал. Есть основание считать, что указ был получен им в 1720 г. перед отъездом на Урал к месту своего нового назначения, с этого года он стал начальником сибирских горных заводов. С Урала он в 1721 г. дважды ездил в резиденцию губернатора Сибири А. М. Черкасского, Тобольск. Здесь указ был изложен на бумаге и разослан через провинциальные канцелярии во все города Сибири. Так, например, в Туринск он был послан 21 декабря 1721 г. Документ уцелел и был напечатан («Памятники сибирской истории», 1885 г. докум. № 75): «Где найдены будут мамонтовы роги приложить крайнее снискание, чтобы кости до последнего члена того зверя, буде можно собрать все в целости и прислать в сохранности в Тобольске». В Якутске тот же текст указа получили только 28 июня 1722 г. Здесь его списал в 1739 г. бывший проездом академик И. Г. Гмелин (1752, стр. 142). От него неверная датировка указа 1722 г. вошла в литературу (Анучин, 1879: Гарутт, 1964).

В 1723 г. Петр назначил нового губернатора Сибири. В. Н. Татищев не забыл напомнить о мамонте. Об этом в рукописи его третьей статьи о мамонте сказано следующее: «По представлению моему. Петр Великий повелел губернатору... князю Долгорукову объявить в народ довольное денежное вознаграждение, ежели кто целое костей собрание, а по малой мере голову с принадлежащими частями сыщет и принесет» (Татищев, 1974, стр. 16).

Благодаря этому дополнительному указу кости мамонта стали поступать в административные центры. Натуралист Д. Мессершмид в феврале 1724 г. в Иркутске зарисовал доставленный туда с Индигирки череп и другие кости. Рисунки эти в 1737 г. были опубликованы в английском журнале Philosophical transactions и позже пригодились Ж. Кювье, доказывавшему, что мамонт — вымерший вид слонов (1796 г.)

Первая статья В. Н. Татищева была напечатана в бытность его в Швеции с государственными поручениями в виде письма к профессору Бензелию (1725 г.) на латинском языке, а затем вошла в труды Упсальской академии (1729) и была перепечатана в Англии (1734 г.). В ней на основании своих исследований, он отверг версию о мамонтовой кости как «игре природы», а также опроверг легенду о мамонте, как ныне живущем подземном звере. В. Н. Татищеву казалось, что некоторые кости мамонта отличаются от слоновых и что он — не слон, а неизвестный исчезнувший зверь с огромными рогами (за них принимались бивни).

Эта статья дает нам право считать ее автора «первым исследователем мамонта в России» (Гарутт, 1964, стр. 10). Но к сожалению, при обсуждении этой статьи, никогда не публиковавшейся в русском переводе, все еще допускаются досадные неточности. М. Г Новлянская (1970, стр. 168) утверждает, что Татищев считал мамонта подземным зверем. Из статьи И. Г. Пидопличко (1974), дающей в целом правильную оценку значения трудов Татищева в истории палеонтологии, создается впечатление, что будто бы он и в первой статье (1725 г.) считал мамонта слоном. Неточность эта проистекает из того, что И. Г. Пидопличко следовал за ошибочным мнением А. И. Андреева (1960, стр. 7, 76), считавшего последующие сочинения В. Н. Татищева о мамонте лишь изложением его шведского письма.

В осуществлении императорских Указов в Петербург из Сибири поступили черепа и другие кости мамонта. Академик И. Дювернуа произвел сравнение их с костями слона, которого он анатомировал в конце 1727 г. На торжественной ассамблее Академии наук 28 июня 1728 г. он произнес речь о результатах анатомирования слона, утвер-

ждая, что мамонт — слон. Академик Г. Бюльфингер высказывался за то, что слоны не могли быть перенесены потопом — они, возможно, жили там, где выкапывают их кости. Его речь была опубликована в 1743 г. в Германии.

Как видно из переписки В. Н. Татищева с Академией наук, частично опубликованной в «Материалах» для ее истории и затем описанной А. И. Андреевым (1951), он получил предложение от академика И. Г Гмелина, опекавшего в научно-популярном журнале Академии «Примечания в ведомостях» науки о природе, написать статью о мамонтовых костях. В конце 1729 г. В. Н. Татищев послал в Академию рукопись своей новой статьи (копия ее хранится в Арх. АН СССР в Ленинграде, разряд II, оп. 1, ед. хр. 207, лл. 182—199). Если в шведской статье в центре внимания был вопрос о том, что за зверь мамонт, то теперь он уже бесповоротно признан слоном и обсуждается вопрос о том, как слоны оказались в Сибири. После анализа фактов и мнений автор пришел к выводу, что остатки слонов находятся в Сибири и вообще в странах Северного полушария потому, что они здесь жили. При этом он допускал, что, согласно гипотезе Т. Бернета (1681), до потопа земная ось была перпендикулярна плоскости эклиптики, на земле везде было разноденствие и равная теплота. А значит слоны всюду могли жить. В. Н. Татищев приложил письмо архиепископа Ф. Прокоповича, который прочтя статью еще в рукописи, поставил перед автором несколько вопросов.

И. Г. Гмелин с позволения автора переработал статью и сделал немало ценных добавлений. Статья появилась в журнале в 1730 г. По справедливости ее авторами следует считать Татищева и Гмелина. После заключения Татищева об обстоятельствах жизни слонов в Сибири Гмелин сослался на «приятеля», который указал ему, что при отсутствии наклона земной оси слоны не могли иметь в Сибири такого тепла, как в Цейлоне. Температура должна была оставаться все время такой, какая сейчас бывает при весеннем и осеннем равноденствии. Нет необходимости тогдашних сибирских слонов за таких «нежных почитать, какие ныне индийские и цейлонские». Письмо Ф. Прокоповича не было напечатано, но были затронуты вопросы, поставленные в его письме.

Желание публично ответить на письмо известного своей ученостью Ф. Прокоповича, погрешности в напечатанной статье 1730 г. и другие причины побудили В. Н. Татищева просить Академию Наук о новой публикации. В конце 1730 г. он переслал в Академию новую рукопись и рисунки к ней. И. Г Гмелин обработал и напечатал только новые по сравнению с рукописью 1729 г. материалы, т. е. ответ Ф. Прокоповичу и соображения о критике «приятеля». Так возникла статья «О мамонтовых костях», напечатанная в том же журнале в 1732 г. Никак нельзя согласиться с А. И. Андреевым (1962, стр. 11), называющим ее «критическим разбором» И. Гмелина рукописи третьей статьи В. Н. Татищева.

На публикации о мамонте в академическом журнале, вероятно, впервые обратил внимание В. Т. Илларионов (1940, стр. 27), связав их с именем В. Н. Татищева. А. В. Хабаков (1950, стр. 93), не зная о книге В. Н. Илларионова, судил о них иначе: статья 1730 г., принадлежащая «неизвестному автору», будто бы вызвала отклик — письмо В. Н. Татищева, которое было напечатано в журнале в виде «комментированного реферата» в 1732 г.

Никакие описания рукописей и рассуждения о них не могут заменить публикации самих рукописей. При поддержке известного историка естествознания Б. Е. Райкова в 1966 г. я подготовил к печати в сборнике «Из истории биологии» текст последней рукописи В. Н. Татищева, найденной в архиве АН СССР по указанию А. И. Андреева

(1950, стр. 76). Но публикация не состоялась, так как после смерти Б. Е. Райкова в сборнике уже не нашлось места для рукописи и была напечатана только моя сопроводительная статья (Иванов, 1973). Рукописью же заинтересовался Комитет по изучению мамонтов и мамонтовой фауны, и она нашла место в сборнике Института зоологии АН УССР под редакцией академика И. Г. Пидопличко, который предпослал ей свою интересную статью (1974). Доступность этого издания позволяет мне ограничиться только одним замечанием.

В. Н. Татищев не отказался от гипотезы Бернета, а дополнил ее своим предположением о том, что прежде солнце могло быть ближе к земле, меньше было облаков, а потом и тепла хватало для слонов. Мысль «приятеля» о возможности иного физического состояния сибирских слонов он оставил бы без внимания. Это не устраивало И. Г. Гмелина, и он добавил в публикации 1732 г. к рассуждениям В. Н. Татищева следующие слова: «Такожде может еще и то быть, что слоны тогда жесточайшего естества были» (1732, стр. 403). Эти слова, отсутствующие в рукописи и принадлежащие редактору, приписывали В. Н. Татищеву (Хабаков, 1950, стр. 94 Пидопличко, 1952, стр. 9), что давало основание для того, чтобы считать его родоначальником новейшего взгляда на мамонтов как слонов, живущих в холодном климате. К сожалению, это не так. В. Н. Татищев, а позже М. В. Ломоносов были убеждены только в том, что мамонты — сибирские аборигены (Иванов, 1952 г.), но считали их по природе такими же, как индийские слоны. Родоначальником же современного взгляда в какой-то мере можно считать «приятеля» И. Г Гмелина; им был Г Бюльфингер (1693—1750). Его сначала поддерживал И. Г Гмелин, но по возвращению из путешествия по Сибири он (1762, стр. 157) предполагал, что слоны сами распространялись с юга на север, но не могли в Сибири выжить и погибли.

В течение всей жизни В. Н. Татищев всячески содействовал в стране разысканию, сохранению и изучению ископаемых животных. О них он писал в «Заводском уставе» в 1735 и в географической анкете в 1737, сам он неоднократно слал в Академию кости и окаменелости и своими трудами деятельно способствовал обогащению кунсткамеры, что отмечает и ее историк (Станюкович, 1953, стр. 67).

ЛИТЕРАТУРА

Андреев А. И. 1950. Труды В. Н. Татищева по географии России. В кн. Татищев. Избранные труды по географии России., Географгиз, М., 3—35.

Андреев А. И. 1951. Переписка В. Н. Татищева за 1746—1750 гг. — Истор. архив, вып. 6, 245—314.

Андреев А. И. 1962. Труды В. Н. Татищева по истории России. В кн.: В. Н. Татищев. История российская, 1. М. — Л., изд-во АН СССР, М. — Л., 5—53.

Анучин Д. Н. 1879. По поводу реставрации мамонта. — Известия О-ва люб. естествозн., антропол., и этнограф. Москов. ун-та, 36. Тр. антропол., отд., 5. М., 35—52.

Илларионов В. Г 1940. Мамонт. К истории его изучения в СССР Горький, 1—95.

Иванов А. Н. 1952. М. В. Ломоносов об ископаемых организмах и органогенных горных породах. — Уч. зап. Ярославск. гос. пед. ин-т, 14(24)., с. 139—191.

Иванов А. Н. 1958. Исследователи карстовых явлений в России в первой половине XVIII века. — Уч. зап. Яросл. гос. пед. ин-т, 20, 2. География., 167—195.

Иванов А. Н 1962. Василий Никитич Татищев. — Люди русской науки. Геология и география. Физматгиз. М., 306—316.

Иванов А. Н. 1967. В. Н. Татищев и проблема изучения ископаемых организмов в первой половине XVIII века. В кн.: Проблемы истории геологич. наук. Междунар. геологич. конгресс. 23 сессия. Доклады советск. геологов., «Наука». М., 32—40.

Иванов А. Н. 1968. Вопросы палеонтологии в работах В. Н. Татищева. В Очерки по истории геолого-географич. знаний. Ярославль, 23—58.

Иванов А. Н. 1973. В. Н. Татищев о мамонте. — Из истории биологии, 4, «Наука», М., 209—218.

Материалы для истории Академии наук. 1885—1900. 1—10. СПб.

Новлянская М. Г 1970. Даниил Готлиб Мессершмид. Л., «Наука», Ленинград. отделение, 1—184.
Памятники Сибирской истории XVIII века, 1885. 2. (1713—1724). СПб.
Пидопличко И. Г 1952. К вопросу о ледниковом периоде в свете данных палеонтологии и палеогеографии. В кн.: О климатах и ландшафтах прошлого. Вып. 1. Киев, изд-во АН УССР, с. 5—27
Пидопличко И. Г. 1974. К истории изучения мамонта и начала отечественной палеонтологии. — Природная обстановка и фауны прошлого, 8. «Наукова думка». Киев, с. 3—10.
Станюкович Т. В. 1953. Кунсткамера Петербургской Академии Наук. М., изд-во АН СССР, 1—240.
Татищев В. Н. 1732. О мамонтовых костях. — Примечания на ведомости, ч. 100—101, с. 401—408.
Татищев В. Н. Заводской устав. — Горный журн., 1—4: ч. I, с. 1—21, 174—197, 332—349; ч. II, с. 163—179, 331—344; ч. III, с. 145—157, 315—328; ч. IV, с. 1—16.
Татищев В. Н. 1950. Избранные труды по Географии России. Географгиз, с. 36—248.
Татищев В. Н. 1974. Сказание о звере мамонте. — В кн. Природн. обстановка и фауны прошлого, 8. Киев, «Наукова думка», с. 11—28.
Татищев В. Н. и Гмелин И. Г 1730. О костях, которые из земли выкапываются. — Историч., генеол. и географ. примеч. в Ведомостях, 80—83 и 88—93, с. 319—336; 363—372.
Хабаков А. В. 1950. Очерки по истории геолого-разведочных знаний в России, ч. 1. М., изд-во МОИП, 212 с.

Bilfinger G. B. 1743. De ossibus Mamontaeis. Veria in fasciculos collecta. Stuttgardiae, c. 191—206.
Burnet T. 1681. Telluris theoria sacra. London.
Cuvier G. 1821. Rècherches sur les ossements fossiles. 2 éd., t. 1. Paris: 1—340.
Garutt W. E. 1964. Das Mammut. Wittenberg — Lutherstadt: 1—140.
Gmelin J. G. 1752. Reise durch Sibirien. T. 3. Göttingen: 1—508.
Tatischew B. 1725. Mamontowa Kost, i. e. ossa subterranea, fassilia, ingentia, ignot animalis e Siberia adeferri coepta. Stockholmiae: 1—25.
Tatischew B. 1725—29. Epistola (ad Benselium) de mamontowa kost, id est de ossibus bestiae Russis mamont dictae. — Akta literaria sueciae Ursaliae publicata, 2: 35—43.
Tatischew B. 1743. Of the bones of the animal, which the Russians cal mamont. — Acta germanica London, s.: 209—273.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЗАХОРОНЕНИЯ ОСТАТКОВ МЛЕКОПИТАЮЩИХ В ПРИБРЕЖНО-МОРСКИХ ТОЛЩАХ АНТРОПОГЕНА

Н. А. Лебедева

Геологический институт АН СССР

В течение ряда лет автором настоящей статьи проводились работы по корреляции морских и континентальных отложений антропогена Понто-Каспийской области. В процессе исследований удалось выяснить, что в ряду полифациальных отложений кавказского антропогена прибрежно-морские фации отличаются резко повышенной концентрацией остатков наземных животных, в том числе костей млекопитающих. Указанное обстоятельство привело к мысли о необходимости организации специальных исследований данной группы фаций под особым углом зрения — как возможных коллекторов наземных организмов. Изучение прибрежно-морских отложений, проведенное с этой точки зрения по серии опорных разрезов в разных районах Понто-Каспийской области, показало, что высокая степень «костеносности» действительно является одним из наиболее ярких диагностических признаков прибрежно-морских фаций, позволяющим уже в поле визуально отличать эти фации от иных отложений. Указанная особенность данных фаций объясняется условиями их накопления, благоприятствующими концентрации и захоронению остатков наземных животных. Отложения лагун, лиманов, авандельт, пляжей, затопляемых приморских болот,

Литологофациальная колонка	Фаза развития бассейна		Фации захоронения и типы тафоценозов
	Начальная фаза аккумуляции континентального типа		Субаэральные дельты, аллювиально-пролювиальные шлейфы, озерно-лиманные образования прибрежных равнин. Костные остатки образуют линзовидные скопления; материал в массе раздроблен, частично окатан, цельноскелетные захоронения редки.
	Фаза регрессии		Флювиомариные отложения авандельт., образования прибрежных отмелей, кос. Костные остатки образуют обильные скопления в виде резко-ограниченных костеносных прослоев линз, гнезд; кости как правило раздроблены и измельчены; связанные части скелетов встречаются в низах толщи.
	Фааза максимума трансгрессии	Фаза «стояния» уровня	Приморские топи, затопляемые болота, лиманы, лагуны, култуки, нижние части авандельт. Костные остатки залегают в виде узких пластов. Преобладают связанные части скелетов. Перспективны для находок цельноскелетных захоронений.
		Фаза развития трансгрессии	Фации открытого бассейна. Тафономически бесперспективны.
	Начальная фаза трансгрессии		Отложения волноприбойной зоны, пляжи. Костный материал раздроблен перетерт. Встречается обильно. Есть примесь переотложенных костей из подстилающих толщ. Кости распределены в породе в виде отдельных вкраплений.

Рис. 1. Тафономическая схема.

топей и других прибрежных образований, формируются в условиях резкого перепада гидродинамического режима, на границе двух сред осадконакопления (моря и суши), где происходит особенно активное осаждение масс обломочного материала, в том числе костного. В прибрежной зоне моря идет непрерывный процесс постепенного насыщения осадка органическими макро-остатками с суши. Эта подвижная зона является ареной формирования своеобразнейших «комплексных» или «сопряженных» тафоценозов, где захороняются организмы разных сред обитания — кости зверей и остатки наземной флоры совместно с раковинами морских моллюсков и водорослями. Тем не менее, ознакомление с литературой показало, что несмотря на общую весьма высокую степень изученности прибрежно-морских фаций (в связи с их угленосностью, соленосностью, рудоносностью и т. д.), с указанной точки зрения они практически остались неисследованными. Тафономическая перспективность данной группы фаций, в частности их «костеносность», не привлекла к себе должного внимания не только литологов, специалистов по фациальному анализу, но палеонтологов и геологов-четвертичников. Это явилось причиной того, что огромный резерв весьма ценной информации до сих пор остался неиспользованным при решении ряда важнейших стратиграфо-палеонтологических проблем.

Литология вмещающих пород	Примеры местонахождений
Грубозернистые песчано-гравийные, слабосортированные отложения континентальных выносов.	Хапры, Псекупс, Старо-Минская
Песчано-глинистые и песчано-гравийные плохо сортированные отложения, с несовершенной окатанностью обломков. Наблюдается резкая и частая смена литологического состава и гранулометрии по простиранию. Характерно нарастание грубообломочности пород вверх по разрезу.	Еникенд, Дуздаг-1 Дуздаг-3, Рожок, Усть-Алазань, Палантюкан
Чередование иловатых и углистых глин, алевритов, м/з песков. Обилие растительных остатков.	Кушкуна-2, Ногайск-1, Коджашен, Сабля
Чередование горизонтально-слоистых глин, мергелей глауконитовых песков. Материал образуется в результате абразии ближайших берегов и продукции самого бассейна.	
Хорошо окатанные и сортированные отложения базальных песчано-гравийных толщ. Характерно уменьшение грубообломочности пород вверх по разрезу.	Кушкуна-1, Герасимовка, Таганрог

За время работ в Понто-Каспийской области автором статьи были изучены разрезы прибрежно-морских толщ в трех опорных районах — Приазовья, Предкавказья и Аджинаурской области Закавказья. В результате удалось выявить 22 новых местонахождения териофауны, из них 10 «комплексных» местонахождений в палеонтологически охарактеризованных морских слоях акчагыла, апшерона, баку и чауды. Кроме того, по всему разрезу прибрежно-морских толщ антропогена, на разных его стратиграфических уровнях, была выявлена серия костеносных слоев и целые костеносные зоны с повышенной концентрацией остатков животных, что чрезвычайно помогло выяснению характера распределения костного материала в морских толщах. Все эти данные позволили сделать предварительные выводы о наиболее существенных тафономичских особенностях «морских» местонахождений териофауны, их типах, наметить уровни и фации, наиболее перспективные на «костеносность».

Используя выявленную тафономическую перспективность прибрежно-морских фаций и известные особенности млекопитающих, как палеонтологической группы (стратиграфичность и сопоставимость териокомплексов), автор статьи разработал метод прямой корреляции разнофациальных толщ путем выявления и изучения местонахождений

териофауны в прибрежно-морских отложениях. При помощи этого метода была осуществлена прямая корреляция морских и континентальных отложений антропогена Понто-Каспийского бассейна и датированы фауной моллюсков костеносные слои с остатками млекопитающих хапровского, псекупского, таманского и тираспольского териокомплексов. Была также проведена предварительная корреляция морских отложений Каспия с отложениями других бассейнов и районов, в том числе отложениями виллафранкского и калабрийского ярусов юга Западной Европы (Лебедева, 1972, 1974).

Приложение тафономии к анализу геологической летописи в понимании основателя этой отрасли науки (Ефремов, 1950) может проводиться в разных аспектах, отвечающих основным разделам тафономии и отражающим главные факторы образования местонахождений. И. А. Ефремов различает три фактора образования местонахождений и согласно этому три аспекта тафономических исследований:

1. Исследования биологических факторов — численности и плотности населения, причин концентрации животных, их массовой гибели, концентрации трупов по отношению к областям седиментации и т. д. — т. е. всех тех процессов биосферы, которые сводятся к подготовлению животных остатков (танатоценозов) для захоронения. Эти процессы освещены в ряде работ (Верещагин, 1952, 1953, 1959; Верещагин, И. Громов, 1953; В. Громов, 1957).

2. Исследования геологических факторов или самих процессов захоронения органических остатков. Последние при этом являются уже частью отлагаемого осадка (тафоценозом) и, следовательно, подчиняются всем закономерностям седиментации кластических пород. Важнейшим фактором на этом этапе является избирательность гидродинамики переноса и аккумуляции осадка. По мнению И. А. Ефремова изучение пород, слагающих местонахождение, генетических особенностей костеносной толщи в целом, изучение закономерности распределения остатков внутри пласта, размеров остатков, характера их истирания позволяет восстановить наиболее характерные черты данного захоронения и является одной из важнейших, пока плохо разработанных сторон тафономических исследований.

3. И, наконец, изучение минералогических факторов, обуславливающих фоссилизацию органических остатков в процессе диагенеза осадочной толщи и образование местонахождения в его окончательном виде (ориктоценоза).

По роду своей работы я главное внимание уделяла именно геологическим факторам образования местонахождений. Изучалась геология местонахождений, проводилась реконструкция тех процессов литогенеза, которые сопровождали захоронение костных остатков и приводили к образованию местонахождений. Эти работы включали изучение разреза костеносной толщи в целом, выяснение закономерностей размещения костеносных слоев по стратиграфической вертикали и на площади, анализ зависимости этого размещения от генезиса, фациального характера и литологии вмещающей толщи.

Особое место заняли работы по выяснению характера и степени «вскрытости» костеносных слоев в разных фациальных и тектонических обстановках. Были откартированы ключевые участки, где благодаря оптимальным сочетаниям процессов деструкции с тектоническими и палеогеографическими условиями прибрежно-морские фации были выведены на дневную поверхность и вскрыты эрозией в зоне максимальной костеносности. Таким образом был оконтурен ряд перспективных площадей, на которых при дальнейшим работах удалось выявить местонахождения териофауны. В результате проведенных исследований в Приазовье, Предкавказье и Закавказье выявилась четкая приуроченность костеносных слоев лишь к некоторым фациям и горизонтам мор-

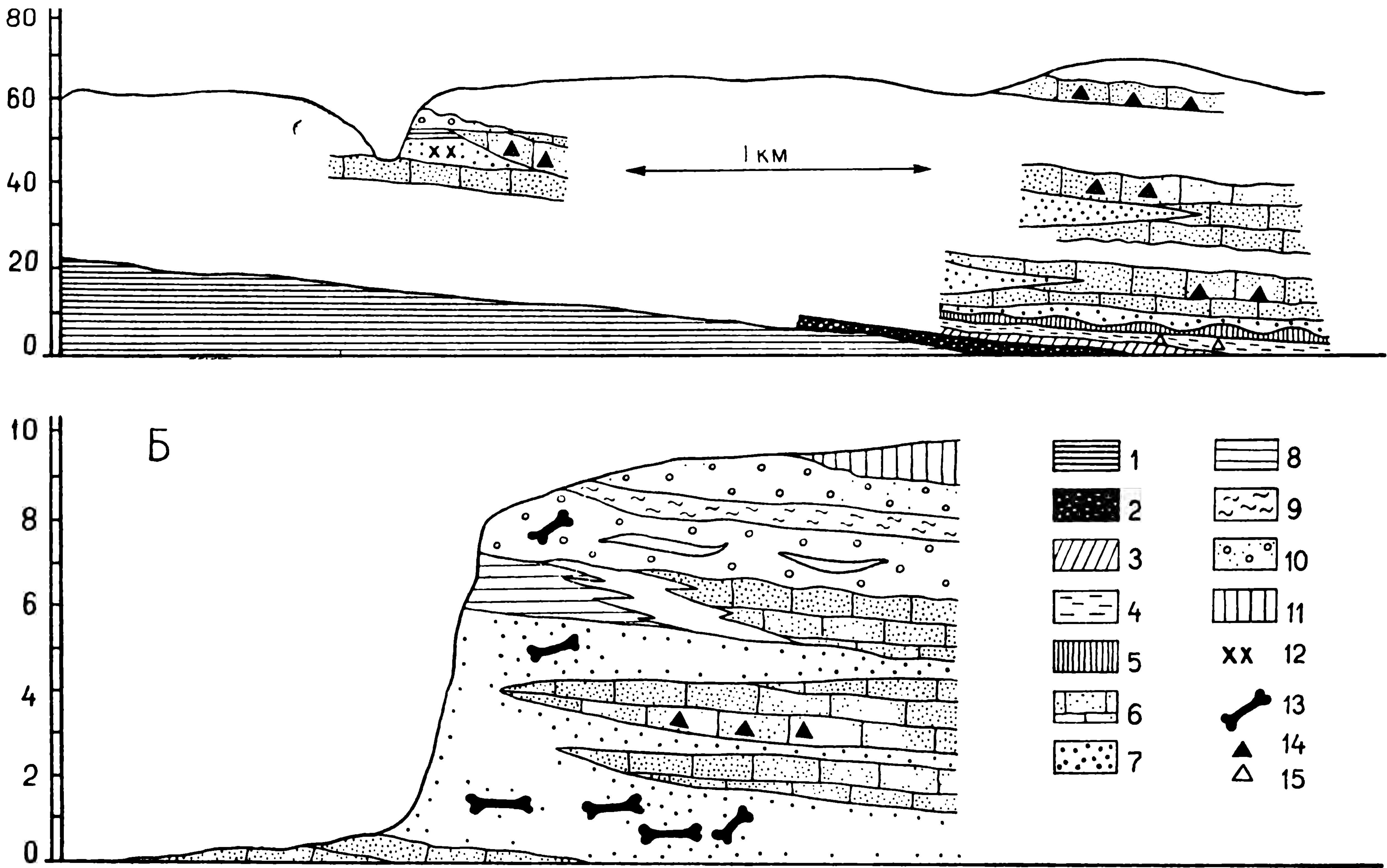


Рис. 2. Условия залегания остатков Archidiskodon gromovi в среднем акчагыле местонахождения Сабля в Ставропольском крае (А — общее положение в разрезе акчагыла, Б — разрез костеносной толщи).

1. Глины криптомактрового горизонта. 2 — 5 конгломераты, пески, алевриты с унионидами и глины неустановленного возраста.

Прибрежно-морские отложения акчагыла:

6. Пляжевые песчаники плотные, косослоистые. 7 Флювиомаринные пески подводных русел авандельты. 8. Глины лиманные серые, горизонтально-слоистые. 9. Глины красновато-бурые субаэрального габитуса. 10. Пески ожелезненные с линзами гравия. 11. Суглинки делювиальные. 12. №№ слоев. 13. Кости млекопитающих. 14. Раковины акчагыльских мактр и кардид. 15. Раковины унионид.

Стратиграфическая колонка Аджинаура		Костеносные фации	Териофауна	Местонахождения
Баку		прибрежно-мелководные, пляжевые гравийные пески с прослоями пеплов — отложения регрессивной фазы бакинского моря	Archidiskodon cf. wüsti, Dicerorhinus sp.	Дуздаг-3
Апшерон	Ар³	песчано-глинистые пролювиально-дельтовые слои, замещаются по простиранию прибрежными пляжевыми фациями	A. meridionalis — A. wüsti (?)	Еникенд
	Ар²	макс. апшеронской трансгрессии верхние, песчаные, песчано-глинистые мелководные отложения базальной толщи ср. апшерона	— A. meridionalis tamanensis	Дуздаг-2 Коджашен
	Ар¹	алеврито-глинистые отложения полупресноводного бассейна с песчаными отложениями подводных русел авандельты, фаза спада великой акчагыльской трансгрессии	A. m. cf. meridionalis, Camelus sp. Leptobos, Equus cf. robustus, Hipparion. Cervus sp., Gazella borbonica, A. taribanensis	Дуздаг-1 Тарибана Палан-Тюкан Кушкуна-3
Акчагал	Ак³			
	Ак²	иловато-глинистые фации зарастающего басс., култуки, обилие растительных остатков, прослои углистых глин	Archidiskodon gromovi	Кушкуна-2
		морские отложения, макс. фазы великой акчагыльской трансгрессии	—	
		косослоистые гравийные пески пляжевых прибрежных фаций низов базальной толщи	Anancus arvernensis, Gazella borbonica Euctenoceros sp.,	Квабеби? Кушкуна-1
	Ак¹	морские отложения малой акчагыльской трансгрессии		

Костеносные ... оногена Аджинаура (Закавка

ских отложений, которые отвечают определенным фазам развития бассейна, тогда как промежуточные толщи оказываются практически пустыми и не содержат скопления костей (рис. 1). Так выяснилось, что остатки крупных наземных млекопитающих образуют главные скопления в отложениях, отвечающих следующим фазам развития бассейна: 1. Началу трансгрессии (базальным слоям); 2. Концу фазы максимума трансгрессии или т. н. «фазе стояния» уровня бассейна; 3. Фазе регрессии бассейна.

Отложения каждой из перечисленных фаз имеют особый, вполне характерный литологический состав пород, гранулометрию, комплекс моллюсковой фауны, преобладающий тип захоронений остатков и степень их сохранности. Гидродинамическая выборочность процессов осадконакопления вблизи берега и в отдалении от него, определяет четкую зональность в распределении костных обломков в разных частях бассейна в зависимости от их размерности, удельного веса, плавучести.

На рисунках 2 и 3 показан характер разрезов и фаций некоторых наиболее типичных местонахождений Северного Кавказа и Закавказья.

* * *

Намеченные закономерности захоронения остатков млекопитающих в прибрежно-морских фациях антропогена и предложенная в настоящей статье схема типов «морских» местонахождений носит предварительный характер. Она основана на первых и пока сравнительно немногочисленных сборах териофауны из морских слоев. Дальнейшие работы этого направления должны базироваться на массовых сборах костного материала из разных фаций прибрежно-морских толщ и на оценке этих фаций с тафономической точки зрения.

В таком случае изложенные выше общие сведения о распределении костеносных слоев в разрезе, в зависимости от фаз развития морского бассейна, дополнятся новыми данными о костеносности различных фаций внутри отложений одной и той же фазы. Особенно перспективны исследования пляжевых фаций, отложений приморских болот, топей, култуков, флювиомаринных отложений подводных русел авандельт.

По-видимому, в дальнейшем работы указанного направления должны будут осуществляться комплексно и занять место на стыке двух видов исследований: с одной стороны — литолого-фациального анализа вмещающей толщи, с другой стороны — стратиграфо-палеонтологического и тафономического изучения заключенных в этой толще органических остатков с суши, играющих в данном случае роль как бы «полезных ископаемых».

ЛИТЕРАТУРА

Верещагин Н. К. 1957 Остатки млекопитающих из нижнечетвертичных отложений Таманского п-ова. Тр. Зоол. инс-т. АН СССР, 22, 19—74.

Верещагин Н. К. 1953. Великие «кладбища» животных в долинах рек Русской равнины. «Природа», 12, 60—65.

Верещагин Н. К. 1959. Млекопитающие Кавказа. История формирования фауны. М., изд. АН СССР, 1—704.

Верещагин Н. К., Громов И. М. 1953. Сбор остатков высших позвоночных четвертичного периода. Изд. АН СССР, М. — Л., 1—37.

Громов В. И. 1957 Особенности и своеобразие четвертичных отложений и схема их стратиграфического расчленения. Краткое руководство по комплексной геологической съемке. Изд. АН СССР

Ефремов И. А. 1950. Тафономия и геологическая летопись, кн. 1. Тр. Палеонтол. инс-т. АН СССР, вып. 24, 1—176.

Лебедева Н А. 1972. О геологическом положении остатков наземных млекопитающих хапровского, таманского и тираспольского комплексов в разрезе морских

слоев акчагыла и апшерона Восточного Закавказья. Бюлл. Комис. по изуч. четвертичн. пер., 38, 99—115.
Лебедева Н. А. 1974. Корреляция морских и континентальных отложений эолейстоцена и нижнего плейстоцена Понто-Каспийской области. Автореферат на соискание уч. степени доктора геол.-минерал. наук,

УЧАСТИЕ АЗИАТСКИХ ГРУПП МЛЕКОПИТАЮЩИХ В РАЗВИТИИ РАННЕГО ЭТАПА ЧЕТВЕРТИЧНОЙ ФАУНЫ ЕВРОПЫ

Л. И. Алексеева

Геологический институт АН СССР

Раннечетвертичная фауна Европы содержит много новых родов и видов млекопитающих, формирование которых произошло вне пределов рассматриваемой территории. Такие роды, как Equus, Propotamochoerus, Sus, Elastomotherium, Leptobos, Cervus, Eucladoceros, Libralces, Gazellospira, Bison, Archidiskodon, Nyctereutes являются иммигрантами в Европу.

Массовое расселение млекопитающих имело место задолго до начала ледникового плейстоцена, где-то в предвиллафранкское время (Алексеева, 1973). Большое влияние на формирование раннечетвертичной фауны Европы оказала Центральная и Юго-Восточная Азия. Оттуда в Европу прошли быки, крупные антилопы, различные олени, свиньи-пропотамохеры и др. В это же время из Африки в Европу проникли ананкоидные мастодонты и возможно самая ранняя ветвь слонов. В предвиллафранское время в районе Берингова пролива установилась континентальная связь между северо-востоком Сибири и Аляской. Возникший мост дал возможность пройти в Старый свет верблюдам, а затем однопалым лошадям.

В период существования хапровского комплекса эти аллохтонные элементы (слоны, лошади, быки, новые роды оленей) широко расселились, достигнув господствующего положения. Несколько более раннее появление на территории Восточной Европы лосей и зубров, чем в ее западных областях, позволяет предполагать, что пути их прохореза имели восточно-западное направление. Ареал рода Elasmotherium был ограничен Восточной Европой и Казахстаном с прилегающими районами. Логично предположить, что прародиной эласмотериев явились какие-то степные районы азиатской части континента. Разбирая вопросы формирования фауны мелких млекопитающих Ж. Шалин (1972) указывает, что в верхнем виллафранке Западную Европу заселили такие азиатские пришельцы как Dicrostonyx, Lagurus, Citellus, Allocricetus, Sicista.

В следующий раз территория Азии явилась ареной широких миграций на переходе от эоплейстоцена к плейстоцену и в самом начале плейстоцена. Многие геологи считают, что это было время наибольшего похолодания на поверхности всей планеты. С этим периодом связано в Европе появление целого ряда новых животных, не имеющих «европейского родства» (Rangifer, Soergelia, Praeovibos, Ovibos, Palaeoloxodon, Mammuthus, Crocuta и др.). Пока не совсем ясно: где началось формирование холодоустойчивой фауны. А. Я. Тугаринов (1929, 1934) высказал гипотезу относительно того, что родиной арктических животных явилась область Берингии, откуда они расселились на запад. В результате работ ряда исследователей (Э. А. Вангенгейм, Н. К. Верещагин, И. А. Дуброво, А. Н. Мотузко, Б. С. Русанов, А. В. Шер и др.) получены новые материалы, показывающие, что отбор и формирование холодоустойчивых элементов комплекса, который

получил в плейстоцене широкое распространение в зоне умеренных широт Старого Света, происходили в северной Азии. В нижнеплейстоценовое время в составе фауны этой территории появились первые зубры. Находки Bison schoetensacki в Якутии позволили Б. С. Русанову (1975) считать этот вид первым звеном в линии якутских зубров: Bison schoetensacki — B. priscus — B. deminutus — B. athabascae. Что же касается самого раннего этапа развития рода Bison, то есть основания предполагать, что он имел место в более южной части азиатского континента. Появление первых представителей рода Bison в Европе относится ко второй половине эоплейстоцена (Верещагин, 1961; Амосова, 1967; Флеров, 1972). Но доминирующее положение в составе фауны Европы зубры заняли только начиная с нижнего плейстоцена, т. е. примерно в то же время, что и в северной Азии.

В начале плейстоцена на территории Европы появился носорог Мерка Dicerorhinus mercki, которого большинство палеонтологов считают не потомком D. etruscus, а пришельцем из Азии (Azzaroli, 1963, и др.). По мнению Н. К. Верещагина (1971) формирование вида пещерного льва Felis (Panthera) spelaea, появившегося в Европе в нижнем плейстоцене, связано с субарктической зоной Палеарктики, а не с миграцией его из Африки.

Пока недостаточно четко выяснен ранний этап развития рода Mammuthus. Новые данные по нижнеплейстоценовой фауне территории Сибири позволяют предполагать, что возникновение мамонтовой линии слонов связано с территорией Азии. Об этом свидетельствуют находки ранних форм слонов рода Mammuthus в Западной Сибири (Мотузко, 1971). Б. С. Русановым (1968) описаны зубы слона из нижнего плейстоцена Якутии как Mammuthus aldanensis. А. К. Агаджанян (1972), изучавший разрез местонахождения Мамонтова гора в Якутии, также нашел зуб в нижнеплейстоценовой части разреза, который он (правда, с некоторой долей сомнения) отнес к роду Mammuthus. Сравнение этого зуба показало, что он сочетает в себе признаки рода Mammuthus и рода Archidiskodon.

А. К. Агаджанян (1972, стр. 79) считает возможным сделать вывод, «что мамонт, хотя и примитивный, появился в Якутии уже в начале плейстоцена». В раннеплейстоценовой фауне крайнего северо-востока также обнаружены зубы своеобразной формы слона, которого А. В. Шер (1971) не смог определить точно: Mammuthus или Archidiskodon. В обзоре плейстоценовой фауны Северной Америки, опубликованном в 1970 году, А. В. Шер (стр. 148, табл. 2) указал, что в раннем плейстоцене (ирвингтонский этап развития фауны) там имело место появление слонов мамонтовой линии. «Последние проникают в Америку примерно на стадии поздних архидискодонтов Евразии» (Шер, 1970, стр. 151). Очень трудно понять эту простую фразу. За разъяснением этого запутанного этапа сейчас можно обратиться к самым последним данным: к только что обнародованному автореферату докторской диссертации Э. А. Вангенгейм (1975). Среди оппельзон, предложенных для всей северной Евразии для нижнего плейстоцена, дана опельзона «Archidiskodon trogontherii — Lagurus transiens». Вероятно, это надо понимать, что рода Mammuthus в нижнем плейстоцене в Евразии нет. По данным этого же исследователя род Mammuthus там становится известен только с середины среднего плейстоцена (со времени фауны хазарского типа).

Однако в настоящее время есть основания думать, род Mammuthus уже известен в Евразии в нижнем плейстоцене и есть предположения, что его ранний этап формирования и развития связан с территорией Азии. Оттуда он распространился далеко на запад, проникнув в Европу во время начавшегося сильного похолодания. Находка зуба слона

типа хазарского мамонта* в тираспольском гравии (в той же части галечников, где и зубы архидискодонта Вюста) является одним из подтверждений этого предположения. Не исключено, что и в Зюссенборне (имеется ввиду главный слой) встречающиеся зубы принадлежат двум родам: там так же, как и в тираспольском гравии очень велик размах «индивидуальной» изменчивости количества пластин на последнем коренном зубе от 16 до 21. Интересно отметить, что в Колкотовой балке, по данным И. А. Дуброво (1971), этот диапазон еще шире: от 16 до 23. Таким образом, есть реальная основа предполагать, что род Mammuthus появился в Европе в миндельское время. Вероятно, на этом же этапе Берингийская суша снова сыграла роль моста между двумя континентами, по которому в числе прочих азиатских животных в Новый свет проникли слоны рода Mammuthus.

Что же говорят американские исследователи по этому поводу? Коллектив американских биостратиграфов (Хиббард и др., 1969), написавший раздел о четвертичной фауне млекопитающих Северной Америки, указывает, что в Северную Америку прошли две отдельные ветви рода *Mammuthus*. Представители древней ветви мамонтовой линии известны из позднеканзасских отложений (это слоны типа Mammuthus haroldcooki, давшие, по мнению указанных исследователей, начало всем видам американских слонов рода Mammuthus, кроме M. primigenius, который появился на северо-американском континенте в период ранчелабрейского этапа).

В указанной коллективной работе дан только синтез. Для полноты представления действительного положения о нижнеплейстоценовых слонах Северной Америки следует обратиться к фактическому материалу, изложенному во втором томе монографии «Proboscidea» (Osborn, 1942).

Г. Ф. Осборн (1942, стр. 1540—41) указывает для территории Северной Америки 23 формы различных ископаемых слонов (таблица № 1). Находки их остатков встречаются только начиная с нижнего плейстоцена (в старом понимании). Иными словами, остатки слонов встречаются на северо-американском континенте где-то близко к 700 тыс. лет, т. е. близко к грани брюнес-матуяма. Не исключено, что это событие произошло несколько раньше. В работе А. В. Шера (1970) для ирвингтонского этапа фауны имеется датировка примерно 1,3 или 1,4 млн. лет. При этом отмечается, что слоны появились в Америке в позднем канзасе, т. е. раньше середины ирвингтона. В схеме межконтинентальных корреляций (Никифорова, 1973) этот рубеж приходится на время, близкое к 1 млн. лет.

Просматривая материалы в монографии Осборна, можно видеть, что в раннеплейстоценовой фауне Америки указано около 10 видов слонов рода Archidiskodon. По мнению И. А. Дуброво (1964), проводившей ревизию рода Archidiskodon на уровне современных данных и воззрений, к этому роду может быть отнесен только A. sonoriensis, известный из нижнего плейстоцена Мексики. Сведения, приводимые об этом виде в монографии Осборна, кажутся нам не достаточно убедительными, чтобы относить и этого слона к несомненным архидискодонам.

Этот старый осборновский список хоботных Северной Америки заставляет о многом задуматься. В свете современных систематических построений (как с точки зрения коллектива указанных американских исследователей, так и с точки зрения И. А. Дуброво и А. В. Шера) все указанные формы относятся к одному роду и американские исследователи совершенно определенно говорят, что это — Mammuthus. Конечно, большинство из указанных наименований сейчас сведены в си-

* Последний коренной зуб M^3 имеет 23 пластины (коллекция ГИН № 430-70).

Таблица 1

Представители п/сем-ва Elephanthidae на территории Северной Америки

«Архидискодоны» северной Америки	время
Archidiskodon imperator maibeni	— верхний плейстоцен
A. meridionalis nebrascensis	— средний — нижний плейстоцен
A. imperator	— нижний плейстоцен
A. exilis	— плейстоцен
A. haroldcooki	— нижний (?) плейстоцен
A. imperator scotti	— нижний плейстоцен
A. hayi	— нижний плейстоцен
A. imperator falconeri	— нижний (?) плейстоцен
A. imperator sylvestris	— нижний (?) плейстоцен
A. sonoriensis	— нижний плейстоцен
«Парэлефасы» Северной Америки	**время**
Parelephas progressus	— верхний плейстоцен
P jeffersonii	— верхний плейстоцен
P roosevelti	— плейстоцен
P. jacksoni	— плейстоцен
P. columbi cayennensis	— верхний (?) плейстоцен
P. floridanus	— верхний (?) плейстоцен
P. columbi felicus	— плейстоцен
P. columbi	— верхний плестоцен
P washingtonii	— плейстоцен
P. (?) eellsi	— ?
Мамонты Северной Америки	**время**
Mammonteus primigenius compressus	— верхний плейстоцен
M. primigenius alaskensis	— плейстоцен
M. primigenius americanus	— верхний плейстоцен

нонимику и все же этот список наглядно показывает, как разнообразно были представлены слоны на раннем этапе своего развития на территории Северной Америки, т. е. в нижнем плейстоцене. Это в свою очередь позволяет с полным основанием предполагать, что род Mammuthus должен был появиться раньше, чем грань 700 тыс. лет, т. е. где-то в период развития фауны таманского комплекса. В Европейской части СССР, где фауна этого времени достаточно хорошо известна и стратиграфически хорошо определена, мы не знаем в отложениях таманского времени находок остатков этого рода. Значит, его надо искать в Азии и вероятнее всего на территории советской части Азии. Это работы сегодняшнего дня. Надо очень внимательно относиться к выявляемым фактам находок ранних слонов мамонтовой линии, а не стараться втиснуть их в рамки существующих схем. Представления о времени существования рода Mammuthus, основанные на стратиграфических данных местонахождений Европы, не могут полностью отразить весь этап развития слонов мамонтовой группы. Северо-американские и сибирские находки позволяют думать, что самый ранний период эволюции этой группы слонов происходил на востоке евразиатского континента.

ЛИТЕРАТУРА

Агаджанян А. К. 1972. Плейстоценовые млекопитающие Мамонтовой горы (слоны, носороги, олени). В кн.: «Териофауна плейстоцена», изд. Моск. ун-та: 70—143.

Алексеева Л. И. 1967. К истории подсемейства Bovinae в эоплейстоцене Европейской части СССР. В сб. «Палеонтология, геология и полезные ископаемые Молдавии», вып. 2. Кишинев, изд. АН СССР: 125—142.
Алексеева Л. И. 1973. Роль предвиллафранкского прохореза в формировании фауны раннего антропогена Восточной Европы и сопредельных областей. В сб. «Страт., палеогеогр. и литогенез Евразии» (к IX Конгрессу INQUA), М.
Вангенгейм Э. А. 1975. Палеонтологическое обоснование стратиграфии антропогена Северной Евразии. Автореферат докт. дисс., М.: 1—47.
Верещагин Н. К. 1961. О типологии захоронений остатков наземных позвоночных в четвертичных отложениях. Мат. сов. по изуч. четв. периода, т. 1, изд-во АН СССР, М.. 374—387.
Верещагин Н. К. 1971. Пещерный лев и его история в Голарктике и в пределах СССР. Тр. Зоол. инс-т. АН СССР, т. 19: 123—199.
Дуброво И. А. 1964. Слоны рода Archidiskodon на территории СССР. Палеонтол. журн., № 3: 82—94.
Дуброво И. А. 1971. Отряд Proboscidea. Хоботные. В кн. «Плейстоцен Тирасполя». Изд. «Штиинца», Кишинев: 92—107.
Мотузко А. Н. 1971. Фауна млекопитающих верхнего плиоцена, нижнего и начала среднего плейстоцена внеледниковой области Западной Сибири и ее палеографическое значение. Автореферат канд. дисс., М.: 1—16.
Никифорова К. В. 1973. Нижняя граница четвертичной (антропогеновой) системы. «Итоги науки и техники». Сб. Стратиграфия. Палеонтология. Т. 4: 50—101.
Русанов Б. С. 1968. Биостратиграфия кайнозойских отложений Южной Якутии. Изд. «Наука», М.: 1—459.
Русанов Б. С. 1975. Ископаемые бизоны Якутии. Якут. книжное изд., Якутск: 1—144.
Тугаринов А. Я. 1929. О происхождении фауны Арктики. Природа, 7: 653—680.
Тугаринов А. Я. 1934. Опыт истории арктической фауны Евразии. Тр. второй междунар. конф. ассоц. по изуч. четв. периода Европы, 5: 55—65.
Флеров К. К. 1972. Древнейшие представители и история рода Bison. Териология, т. 1, изд. «Наука», Новосибирск: 81—86.
Хиббард К., Д. Рей, Д. Сэвидж, Д. Тейлор, Дж. Гилдей. 1969. Четвертичные млекопитающие Северной Америки. В кн. «Четвертичный период в США», т. 2, изд. «Мир», М: 150—173.
Шалин Ж. 1972. Грызуны среднего и верхнего плейстоцена Франции. Бюлл. комис. по изуч. четвертичн. пер., 38: 56—71.
Шер А. В. 1970. Плейстоценовые млекопитающие Северной Америки и их стратиграфическое значение. «Итоги науки», стратиграфия, палеонтология, М.
Шер А. В. 1971. Млекопитающие и стратиграфия плейстоцена крайнего северо-востока СССР и Северной Америки. Изд. «Наука», М.: 1—312.

Azzaroli A. 1963. Validata della specia Rhinoceros hemitoechus Falconer. Palaeontographia Italica, 58 (n. s. 27), Pisa: 21—34.
Osborn H.-F. 1942. Proboscidea. New-York, 2: 805—1676.

ОБ ЭВОЛЮЦИИ ОДНОПАЛЫХ ЛОШАДЕЙ ХАПРОВСКОГО И ТАМАНСКОГО ФАУНИСТИЧЕСКИХ КОМПЛЕКСОВ

В. С. Байгушева

Ростовский Государственный университет

Ископаемые лошади, наряду со слонами и оленями, являются эталонными животными для выяснения стратиграфии антропогена, палеогеографической обстановки, вопросов миграции и эволюции. Остатки этих животных обычно сравнительно многочисленны, что позволяет полнее выявить изменчивость признаков, установить наиболее диагностичные из них и, благодаря этому, ближе подойти к определению возраста вмещающих отложений. Однако особенности строения скелета ископаемых лошадей выяснены далеко неполно. Некоторый свет проливает ознакомление с крупными серийными остатками древних однопалых лошадей из Западной Европы (Италии, Франции) и Восточной Европы (СССР). Изучение их позволило предположить, что важное значение в смене фаун во времени имеют не столько иммиграция и исчезновение ранее обитавших групп, а местная эволюция. Она

хорошо прослеживается при сравнении крупных лошадей из Приазовья (Ливенцовка, Хапры, Морская и др.) и Грузии (Ахалкалаки), с одной стороны, и стеноновых лошадей из виллафранка Италии и Франции — с другой. По данным Де Джули (De Giuli, 1972) намечается следующая преемственность древних однопалых лошадей (Западной Европы) — от лошади из Монтополи, чья видовая принадлежность еще не установлена из-за малочисленности ископаемого материала, к Equus stenonis vireti из среднего виллафранка, к Equus stenonis stenonis нижней части верхнего виллафранка и Equus stenonis senezensis верхней части верхнего виллафранка. По свидетельству А. Аццароли (A. Azzaroli, 1965) остатков, подобных крупной лошади Приазовья среди итальянских коллекций не обнаружено. Сравнение данных по скелету итальянской и южнорусской лошади показывает общие черты строения, что выражается в архаичности строения черепа, зубов и посткраниального скелета (длинномордость, излом оси черепа, короткость протокона, узость копыта и т. п.). Однако многие признаки, связанные с пропорциями и размерами посткраиального скелета, значительно отличаются средними показателями и не дают схождения пределов изменчивости. Другая закономерность прослеживается при сравнении южнорусской и ахалкалакской крупных лошадей. У последней появляются прогрессивные признаки, связанные в основном с усовершенствованием однопалости и приспособлением к питанию более жестким кормом. Показания размеров и пропорций тела не так резко отличаются, как с западноевропейскими стеноновыми лошадьми. Если средние величины отдельных признаков несходны, то предел их изменчивости у лошади из Ливенцовки, Хапров и др. заходит за предел изменчивости у ахалкалакской крупной. Достоверность разницы обычно подтверждается статистически. Отличается ахалкалакская крупная от ливенцовской более крупным черепом, более изогнутой слуховой трубкой, более широким мезостилем, большим индексом протокона (особенно на $M^{1,2}$) и сильностертых зубах, большим выпячиванием внутренней стенки наружной долинкой, большим расхождением метаконида и метастилида, которые образуют более тупой угол, меньшим отношением кубовидной фасетки и навикулярной на астрагале (у ливенцовской $\bar{x}=20{,}9$, а ахалкалакской крупной $\bar{x}=13{,}1$). Все эти данные свидетельствуют об общности происхождения стеноновой и южнорусской лошадей, самостоятельности стеноновой линии и, как надо думать, о предковости древней южнорусской лошади для крупной ахалкалакской.

Помимо установления филогенетических связей, остатки лошадей помогают разобраться в геологической датировке отдельных отложений. Южнорусская лошадь хапровского фаунистического комплекса связана с акчагыльскими отложениями (средний акчагыл). В состав таманского фаунистического комплекса входит крупная лошадь, которая характеризуется появлением прогрессивных признаков. Следует учесть, что если геологическая датировка отложений с хапровским комплексом определяется различными методами, то таманского — очень затруднена и устанавливается только по составу животных, более прогрессивных, чем хапровские. Датировка ахалкалакского местонахождения (Векуа, 1962) основана также на отличии найденных остатков от хапровского и тираспольского комплексов. Установление преемственности в развитии двух видов однопалых лошадей юга СССР из географически отдаленных местонахождений и разделенных сравнительно большим промежутком времени, позволяет выявить степень развития прогрессивных признаков у лошадей и способствует уточнению геологического возраста лошади таманского комплекса. В этом помогают остатки лошади, найденные в разновозрастных отложениях Приазовья. В озерно-аллювиальных глинах у с. Порт-Катон Азовского района Ро-

стовской области, которые по возрасту моложе, чем алювий Ливенцовского карьера, кроме остатков слона, более прогрессивного, чем хапровский, бобра трогонтерия, сурка, антилопы, обнаружены остатки лошади (передняя метаподия, первая фаланга, большая берцовая кость, зуб P^3). Сравнение даже немногочисленных остатков свидетельствуют, что перед нами лошадь более молодая, чем ливенцовская, близкая к зюссенборнской. По размерам костей и индексу протокона различия незначительны, но раздвоенность мезостиля, не отмеченная у ливенцовской лошади, подтверждает прогрессивные признаки порт-катонской лошади. В Самарском песчаном карьере (Азовский район Ростовской области), отложения которого могут датироваться более молодыми, чем порт-катонские, обнаружена плечевая кость лошади. В строении ее отмечены архаичные черты — отсутствие вторичного углубления, продольного оси кости, в венечной ямке над блоком, хорошо развитого у кабаллоидных лошадей. Однако размеры ширины нижнего конца плечевой кости превышают наибольшие показания ливенцовской лошади. Это позволяет считать, что вместе с эласмотерием, слоном (идентичным или более молодым, чем синебалковский таманский), оленями, обитала лошадь зюссенборнского типа. Геологическая датировка остатков лошади из Сенной (Таманский полуостров) не установлена. Судя по размерам и пропорциям остатков бедренной, большой берцовой, надпяточной костей, хранящихся в коллекциях Зоологического института АН СССР, лошадь близка к ливенцовской, но отличается от нее прогрессивным признаком — низким опусканием наружного гребня астрагала. Этапы развития однопалых лошадей хапровского и таманского комплексов распределяются на наш взгляд следующим образом — Ливенцовка, Сенная, Порт-Катон, Ахалкалаки, Самарское. Причем остатки в Самарском найдены в аллювии под скифскими глинами (определение Г Н. Родзянко). Это говорит о добакинском возрасте вмещающих речных отложений и позволяет не поднимать в баку ахалкалакские костеносные отложения.

Большую сложность в определение ископаемых лошадей вносит наличие во всех местонахождениях по меньшей мере двух видов лошадей разных по размеру и в редких случаях отличающихся существенными признаками. Так хорошо разделены лошади в Ахалкалакском местонахождении — Equus süssenbornensis, Equus hipparionoides. Описаны два вида в Вальдарно Equus stenonis stenonis, E. stehlini. Последняя имеет ослиные признаки. Однако ее кости почти нельзя отделить от стеноновой лошади, исключая только крайние расхождения. Подобное положение с сиваликской, саньменской, куруксайской, псекупской, германской зюссенборнской лошадьми, когда между остатками крупной и мелкой форм лошади нельзя провести границы. Как уже отмечалось, в Ливенцовском и Хапровском местонахождениях имеется два вида лошади — крупная и мелкая, которые обнаруживаются благодаря значительной разнице в крайних размерах длины трубчатых костей. В работе 1971 года автор относил мелкую форму к Equus cf stenonis, близкой к E. stenonis senezensis. Однако, по свидетельству Де Джули, осмотревшего коллекцию из Ливенцовки, костных остатков, сходных со стеноновыми лошадьми Италии и Франции в Приазовье не встречено. При сравнении пясти (25 999 — 20) из Тамани (Сенная) и монгольского кулана 14 741 (коллекция ЗИН АН СССР) и соответственно плюсны РГУ-483 из Ливенцовки обнаружено, что обе кости — из Сенной и Ливенцовки принадлежат однопалому животному. Соотношение передней и задней метаподии по размеру одинаково с монгольским куланом. Отличия между современным куланом и древней мелкой лошадью заключаются в большей массивности последней (индекс протокона 13,6 против 11,8), слабой намеченности или отсутствии фасетки для трапециевидной кости, отсутствии вдавленности над

передней частью нижнего сустава, меньшей углубленности фасетки для hamatum. К лошади, имеющей рост как у современного кулана из Монголии (135—140 см высота в холке), можно отнести, помимо указанных В. И. Громовой (1949), найденные в Ливенцовском карьере плечевую (Л-463), предплечье (Л-611), большую берцовую (Л-249), пяточные (РГУ-264 и РГУ-211), плюсневые кости (Л-1220, РГУ-483, РГУ-487), фалангу (Л-475). Размеры их хорошо отличаются от крупной лошади, имевшей высоту в холке около 175 см. Уточнить видовую принадлежность ископаемых остатков мелкой лошади из Приазовья сейчас не представляется возможным. От ослоподобной E. stehlini значительны отличия в плюсне (mt III — 229 мм у итальянской лошади и 274 мм у ливенцовской). В серии зубов из Ливенцовки нет сходных с E. hipparionoides из Ахалкалаки. Отличаются они и от лошади из Берешти, которая имеет кабаллоидные черты. Определение вида мелкой лошади из Ливенцовки можно будет произвести при обнаружении такого ископаемого материала, который позволит сделать его доказательным (скелет, череп и др.) Возможно, что большое влияние на отделение мелкой и крупной древних однопалых лошадей окажет изучение изменчивости костей скелета современных диких лошадей, что не было до сих пор произведено.

ЛИТЕРАТУРА

Байгушева В. С., 1971. Ископаемая териофауна Ливенцовского карьера (северо-восточное Приазовье). Мат. по фаунам антропогена СССР, т. 49: 5—29.

Векуа А. К. 1962. Ахалкалакская нижнеплейстоценовая фауна млекопитающих. Изд. АН Груз. ССР, Тбилиси: 1—207 (на грузинском языке).

Громова В. И., 1949. История лошадей (рода Equus) в Старом Свете. Часть. I. Обзор и описание форм. Тр. Палеонтол. инст., т. 17, вып. 1, М. — Л.: 1—374.

Azzaroli A. 1965. The two Villafranchian Horses of the Upper Valdarno. Palaeontographia Italica, vol. 59, Pisa: 1—12.

De Giuli C. 1972. On the type form of Equus stenonis Cocchi. Palaeontographia Italica, vol. 68, Pisa: 35—49.

РЕФЕРАТЫ

УДК 599.61

Зубная система слонов в онтогенезе и филогенезе. В. Е. Гарутт. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР Тр. ЗИН АН СССР, т. 73, 1977. Л., стр. 3—36.

Зубная система слонов (подсем. Elephantinae) характеризуются многими своеобразными чертами строения, отличаясь от таковых других групп млекопитающих. В ротовой полости слона функционируют два сильно развитые резца, образующие бивни, и четыре жевательных зуба, по одному в каждой половине челюсти вверху и внизу. Эти зубы сменные, стираясь в процессе пережевывания пищи, они выпадают и замещаются последующими, формирующимися в полостях челюстей («зубной конвейер»). В течение жизни слона таких смен происходит шесть. Первые три смены считаются молочными премолярами (Pd2 — Pd4), следующие три — молярами (M1 — M3). У наиболее древних слонов в онтогенезе сохраняются постоянные премоляры (P).

Коронки жевательных зубов образованы рядом (от 5-ти до 30-ти) дентинно-эмалевых пластин, связанных между собой и покрытых снаружи цементом. Внутри основания коронки пульпарная полость, заходящая во внутрь каждой пластины.

В онтогенезе слонов происходит постепенное увеличение размеров коронки зуба, количества пластин, средней длины одной пластины и толщины эмали. В филогенезе слонов имеет место увеличение количества пластин в зубах соответствующей генерации при одновременном уменьшении средней длины пластины и толщины эмали.

Признаки строения зубов слонов, их изменение в онто- и филогенезе находят свое выражение в цифровых показателях. Однако у двух соседних генераций зубов в пределах одного вида (или подвида), а также в соответствующих генерациях зубов двух видов (или подвидов) филогенетически связанных между собой, наблюдается трансгрессия цифровых выражений признаков. Все это затрудняет определение как генерации зуба, так и его систематическую принадлежность.

Излагается новый метод диагносцирования зубов слонов, базирующийся на использовании не крайних трансгрессирующих цифровых выражений признаков, а оптимальных, т. е. повторяющихся у данного вида (или подвида) слонов в данной генерации зуба наиболее часто.

Новый метод дает потенциальную основу для надежной дифференциации зубов слонов. Илл. — 19, библ. — 121 назв.

УДК 569 551.79

Первая находка мамонта в подморенных слоях на Кольском полуострове. С. А. Стрелков. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР. Тр. ЗИН АН СССР, т. 73, 1977. Л., стр. 36—39.

Остатки мамонта: два зуба, фрагменты черепа и трубчатых костей найдены на р. Варзуге в 30 км от устья. Вмещающая порода — прибрежно-морские суглинки с фауной, залегающие под мореной последнего оледенения. Морфология зубов указывает на принадлежность животного к мелкой форме, обитавшей в среднем вюрме или в микулинское (рисс-вюрмское) время. Возраст морских раковин из вмещающих слоев по C^{14} оказался древнее 43 тысяч лет. Илл. — 1, библ. — 6 назв.

УДК 599.735.5/571.5/

Бизоны северо-восточной Сибири. К. К. Флёров. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР Тр. ЗИН АН СССР, т. 73, 1977. Л., стр. 39—56.

Работа посвящена бизонам северо-восточной Сибири. На основании новых находок мумифицированных трупов дается подробное описание внешнего вида вымерших бизонов плейстоцена. Прослеживается палеонтологическая история бизонов, их географическое распространение и его изменения в плейстоцене и голоцене. Выясняются основные экологические и морфологические типы приспособлений бизонов — обитателей леса (примитивный тип) и жителей открытых ландшафтов (специализированный тип) и пути формирования этих групировок. Илл. — 3, библ. — 18 назв.

УДК 599.735.5/571.56/

Гистологическое строение кожи бизона, найденного в вечной мерзлоте на берегу реки Индигирки. Е. Б. Сумина. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР. ЗИН АН СССР, т. 73, 1977 Л., стр. 56—59.

В данной работе проводится микроскопический анализ препаратов кожи и волос древнего бизона из вечной мерзлоты, приготовленных различными методами. Илл. — 3.

УДК 599.735.5/571.56/

Морфологическое изучение половой системы ископаемого бизона с реки Индигирки. Ю. А. Коробко. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР. Тр. ЗИН АН СССР, т. 73, 1977. Л., стр. 59—61.

Для исследования нам были представлены 2 небольших фрагмента органов размером 8,5×2 см., найденных в тазовой области ископаемого бизона, на основании чего было сделано предположение, что это остатки половой системы. Учитывая специфику длительного нахождения тканей в условиях вечной мерзлоты, для их обработки была применена специальная методика, применение которой привело к некоторому восстановлению цвета органов, дало возможность резать ткани после заливки в парафин, а также использовать для их окраски наиболее простые красители (например, гематоксилин с эозином), что в иных условиях совершенно неприемлемо. Путем сравнения как нормальных тканей, так и ископаемых тканей в световом и сканирующем микроскопах мы смогли установить, что исследуемый материал представляет собой остатки рога матки и яичника сравнительно молодой самки бизона. Удалось выявить оболочки некоторых кровеносных сосудов, жировую ткань, яйцевод и его канал, а также «ядерноподобные» структуры, в которых наибольшую сохранность обнаруживает оболочка ядра. Принимая во внимание вышеизложенное, можно предположить, что применение специальной обработки и фиксации улучшают сохранность мерзлотных тканей и позволяют выявить в них значительное количество структурных компонентов. Илл. — 7

УДК 599.735.5/571.56/

Гистологическое изучение мышц туловища шадринского мамонта и ископаемого бизона с реки Индигирки. Р. П. Женевская. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР Тр. ЗИН АН СССР, т. 1977 Л., стр. 61—64.

Кусочки туловищных мышц мамонта и бизона, зафиксированные в 10% нейтральном формалине, были обработаны с помощью различных гистологических методик.

Отчетливо выявились границы тонких, плотно прилегающих друг к другу мышечных волокон с поперечной исчерченностью, состоящей из фрагментов и мелких зерен.

Диаметр мышечных волокон у исследованных ископаемых оказался приблизительно в 6 раз меньшим, чем у близких видов современных животных.

Ядра в мышечных волокнах не выявились.

В перимизии, окружающем мышечные пучки, сохранился коллаген, обнаружены контуры жировых клеток и кровеносных сосудов.

Полученные результаты показывают возможность сохранения в определенных условиях некоторых биологических структур и специфичности их химических компонентов до десятков тысяч лет. Илл. — 4, библ. — 4 назв.

УДК 551.583.7/.599.6/.7/571.5/

Изменение физико-географической обстановки на равнинах северо-востока Азии на границе плейстоцен-голоцен, как основная причина вымирания териофауны мамонтового комплекса. С. В. Томирдиаро. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР Тр. ЗИН АН СССР, т. 73, 1977. Л., стр. 64—71.

В пределах выделяемой автором единой гиперзональной лессово-ледовой позднеплейстоценовой формации от Северной Европы до Якутии, Чукотки и Аляски включительно, существовал единый перигляциальный палеоландшафт типа сухих холодных степей и тундростепей с сухолюбивой териофауной позднепалеолитического мамонтового комплекса. Крайняя континентальность и аридность климата создавались в позднеплейстоценовой Якутии и на Чукотке в результате мощного векового оледенения морей Арктического океана. Исчезновение климатической сухости в голоцене и формирование характерных ныне зон избыточно-влажного и влажного климатов в Северной Якутии и на Чукотке привели к грандиозному переустройству местных ландшафтов, к термокарстовому преобразованию рельефа, к развитию зимних гололедов и снежных заносов, к заболачиванию и залесению ранее сухих и остепненных территорий. Несмотря на сохранение мерзлоты, великая ландшафтная катастрофа, произошедшая на границе плейстоцен-голоцен, привела здесь к такому же общему вымиранию мамонтов, бизонов, лошадей, сайгаков, овцебыков и др. представителей позднепалеолитической териофауны, как и во всей остальной перигляциальной Евразии. Илл. — 1, библ. — 25 назв.

УДК 551.583.7/.599.61

Увеличение влажности климата на границе плейстоцена и голоцена — одна из причин вымирания мамонтов. Д. Д. Квасов. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР Тр. ЗИН АН СССР, т. 73, 1977. Л., стр. 71—77.

На границе плейстоцена и голоцена произошло не только потепление, но и увеличение влажности климата. На это указывал еще около 100 лет назад А. Неринг. Существование холодного и сухого климата во второй половине оледенений доказывается на основе данных спорово-пыльцевого анализа. Тогда же формировались лёссы. Крупные водные бассейны у края ледника возникали потому, что ледники преграждали течения рек. Хвалынская трансгрессия Каспия произошла в результате притока ледниковых вод и увеличения водосборного бассейна. Когда сильно возросла толщина снежного покрова, а на месте открытых пространств выросли леса, численность мамонтов резко уменьшилась. Их популяция была окончательно подорвана человеком. Библ. — 38 назв.

УДК 599.61(092.5)

В. Н. Татищев — первый исследователь мамонта в России. А. Н. Иванов. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР Тр. ЗИН АН СССР, т. 73, 1977. Л., стр. 77—81.

В. Н. Татищев содействовал выяснению проблемы мамонта, как исследователь, автор публикаций и организатор науки. По его инициативе и через него Петр I дал в 1720 году устный указ о доставлении из Сибири скелета или хотя бы черепа мамонта. Указ сыграл примечательную роль в истории палеонтологии. В. Н. Татищев — автор трех статей о мамонте (1725, 1730, 1732). Первая опубликована в Швеции, две последующих — на родине, в академическом журнале. В шведской статье он еще считал, что кости мамонта принадлежат более крупному, чем слоны, исчезнувшему зверю. В русских статьях приводится мысль о том, что мамонт — слон, живший в Сибири, когда там было тепло. Обе статьи напечатаны в редакции и в дополнении академика И. Г Гмелина. Недавно в Киеве (1974) опубликована рукопись третьей статьи В. Н. Татищева, хранящаяся в Архиве АН СССР. Благодаря этому стало возможным отделить мысли В. Н. Татищева от добавлений И. Г Гмелина, отражавшего соображения и других академиков, в частности Г Бюльфингера, допускавшего иное физическое состояние сибирских слонов, чем слонов индийских. Библ. — 31 назв.

УДК 551.8/.599.0

Закономерности захоронения остатков млекопитающих в прибрежно-морских фациях антропогена. Н. А. Лебедева. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР. Тр. ЗИН АН СССР, т. 73, 1977 Л., стр. 81—88.

В результате изучения разрезов антропогена трех опорных районов Понто-Каспийской области автором выявлена резко повышенная концентрация костных остатков млекопитающих в прибрежно-морских фациях, что позволяет оценить их с новой точки зрения — как тафономически перспективные фации — коллекторы макроостатков наземных организмов. Намечены закономерности распределения костеносных слоев в прибрежно-морских толщах, приуроченность этих слоев лишь к некоторым фациям и уровням, отвечающим определенным фазам развития бассейна. Дана предварительная классификация «морских» местонахождений териофауны и описаны их основные типы.

В статье подчеркивается методическое значение тафономических исследований прибрежно-морских фаций, их значение как резерва новой информации для решения ряда палеонтолого-стратиграфических задач, в частности для прямой корреляции разнофациальных свит.

Илл. — 3, библ. — 8 назв.

УДК 599.34/5/

Участие азиатских групп млекопитающих в развитии раннего этапа четвертичной фауны Европы. Л. И. Алексеева. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР. Тр. ЗИН АНСССР, т. 73, 1977. Л., стр. 88—92.

Большое влияние на формирование раннечетвертичной фауны Европы оказала Центральная и Юго-восточная Азия. Начало массового расселения млекопитающих произошло в предвиллафранкское время и в самом начале виллафранка (двусторонний фаунистический обмен между Евразией и Африкой, установление связи между северо-востоком Сибири и Аляской). В следующий раз территория Азии явилась ареной широких миграций на переходе от эоплейстоцена к плейстоцену и в самом начале плейстоцена С этим периодом связано появление в Европе целого ряда новых животных, не имеющих «европейского родства» (Rangifer, Soergelia, Praeovibos, Ovibos, Palaeoloxodon, Mammuthus, Crocuta и др.). Есть основания думать, что возникновение маммонтовой линии слонов связано с территорией Азии. Отсюда слоны рода Mammuthus распространились далеко на запад, до побережья Атлантического океана. Возникший снова берингийский мост дал возможность пройти ранним слонам этой линии на территорию Северной Америки. Табл. — 1, библ. — 21 назв.

УДК 599.723(470)

Об эволюции однопалых лошадей хапровского и таманского фаунистических комплексов. В. С. Байгушева. В кн.: Мамонтовая фауна и среда ее обитания в антропогене СССР Тр. ЗИН АН СССР, т. 73, 1977. Л., стр. 92—95.

На основании изучения серийных коллекций рассмотрены филогенетические отношения западно- и восточноевропейских линий древних однопалых лошадей. Отмечена преемственность видов у стеноновых лошадей Италии и Франции и установлена независимость развития древних лошадей из Приазовья и Грузии.

Представлена предполагаемая линия развития лошадей в Приазовье в пределах хапровского и таманского фаунистических комплексов и доказывается добакинский возраст ахалкалакских костеносных отложений.

Сообщены данные о мелкой лошади из Ливенцовского песчаного карьера. Библ. — 5 назв.

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

В. Е. Гарутт. Зубная система слонов в онтогенезе и филогенезе 3
С. А. Стрелков. Первая находка мамонта в подморенных слоях на Кольском полуострове 36
К. К. Флеров. Бизоны северо-восточной Сибири 39
Е. Б. Сумина. Гистологическое строение кожи бизона, найденного в вечной мерзлоте на берегу реки Индигирки 56
Ю. А. Коробко. Морфологическое изучение половой системы ископаемого бизона с реки Индигирки 59
Р. П. Женевская. Гистологическое изучение мышц туловища шандринского мамонта и ископаемого бизона с реки Индигирки 61
С. В. Томирдиаро. Изменение физико-географической обстановки на равнинах северо-востока Азии на границе плейсцоцена и голоцена, как основная причина вымирания териофауны мамонтового комплекса 64
Д. Д. Квасов. Увеличение влажности климата на границе плейстоцена и голоцена — одна из причин вымирания мамонтов 71
А. Н. Иванов. В. Н. Татищев — первый исследователь мамонта в России 77
Н. А. Лебедева. Закономерности захоронения остатков млекопитающих в прибрежно-морских толщах антропогена 81
Л. И. Алексеева. Участие азиатских групп млекопитающих в развитии раннего этапа четвертичной фауны Европы 88
В. С. Байгушева. Об эволюции однопалых лошадей хапровского и таманского фаунистических комплексов 92

CONTENS

Page

V. E. Garutt. Dentition of elephants in ontogenesis and philogenesis 3
S. A. Strelkov. The first record of a mammoth under moraine deposits on the Kola Peninsula 36
K. K. Flerow. Bisons of north-eastern Siberia 39
E. B. Sumina. Histological structure of skin of a bison found in the perma frost layer on the coast of the Indigirka River 56
U. A. Korobko. Morphological study of the reproductive system of a fossil bison from the Indigirka River 59
R. P. Zhenevskaya. Histological study of the trunk muscles of the Shandrin mammoth and a fossil bison from the Indigirka River 61
S. V. Tomirdiaro. Changes of the physical and geographical conditions on the plains of the north-eastern Asia during the Pleistocene-Holocene, transition as the main cause of the extinction of the mammoth complex theriofauna 64
D. D. Kvasov. Increase of climate moisture during the Pleistocene-Holocene, transition as a cause of mammoth extinction 71
A. N. Ivanov. V. N. Tatishchev — the first investigator of the mammoth 77
N. A. Lebedeva. Regularities of burial of mammal remains in the coastal marine facia of the Antropogene 81
L. I. Alexeeva. Asian mammal groups in the development of the European Quartenary fauna in its early stage 88
V. S. Baigusheva. On the evolution of one-digit horses of the Khaprov and Taman faunistic complexes 92

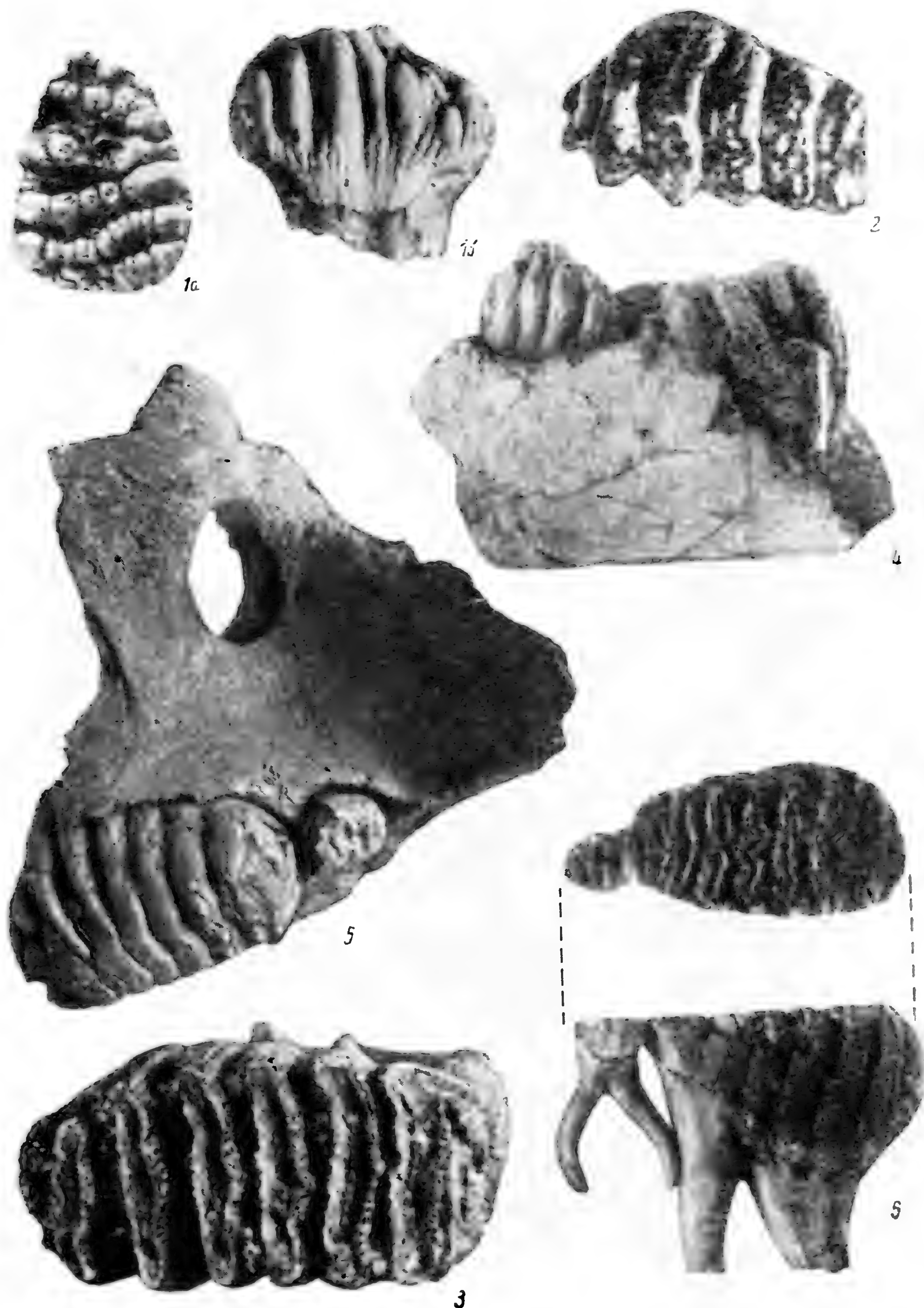


Таблица I

Молочные зубы слонов филогенетической линии Archidiskodon — Mammuthus.

Archidiskodon gromovi Garutt et Alexeeva.

1 а, б — Pd^2. Хапры (Ростовская область). ГИН № 300—125. 2 — Pd^3 Кобякова Балка (Ростовская область). ЗИН № 29071. 3 — Pd^4 Ливенцовский карьер (Ростов на Дону). ЗИН № 31036.

Archidiskodon meridionalis (Nesti).

4 — Фрагмент нижней челюсти с Pd_2 и Pd_3 Северный Кавказ. Институт Палеобиологии АН ГрузССР (Тбилиси). № 10/1.

Mammuthus primigenius (Blum).

5 — Фрагмент черепа с Pd^2 и Pd^3. Верхнепалеолитическая стоянка Елисеевичи (Брянская область). ЗИН № 29070. 6 — Pd_2 и Pd_3 (принадлежащие одной особи). Полуостров Бузор-Хагда, нижнее течение р. Омолоя. ЗИН № 31037.



Таблица II

Задние коренные зубы слонов филогенетической линии Archidiskodon — Mammuthus.

Archidiskodon gromovi Garutt et Alexeeva.

1 — M^2 Хапры (Ростовская область). ГИН. № 300—112. 2 — M^3 Ливенцовский карьер (Ростов-на-Дону). Ростовский музей № Л-113.

Archidiskodon meridionalis (Nesti).

3 — M_3 Георгиевский карьер (Ставропольский край). Пятигорский музей. 4 — M^3 Верхнее Вальдарно (Италия). ЗИН № 31058.

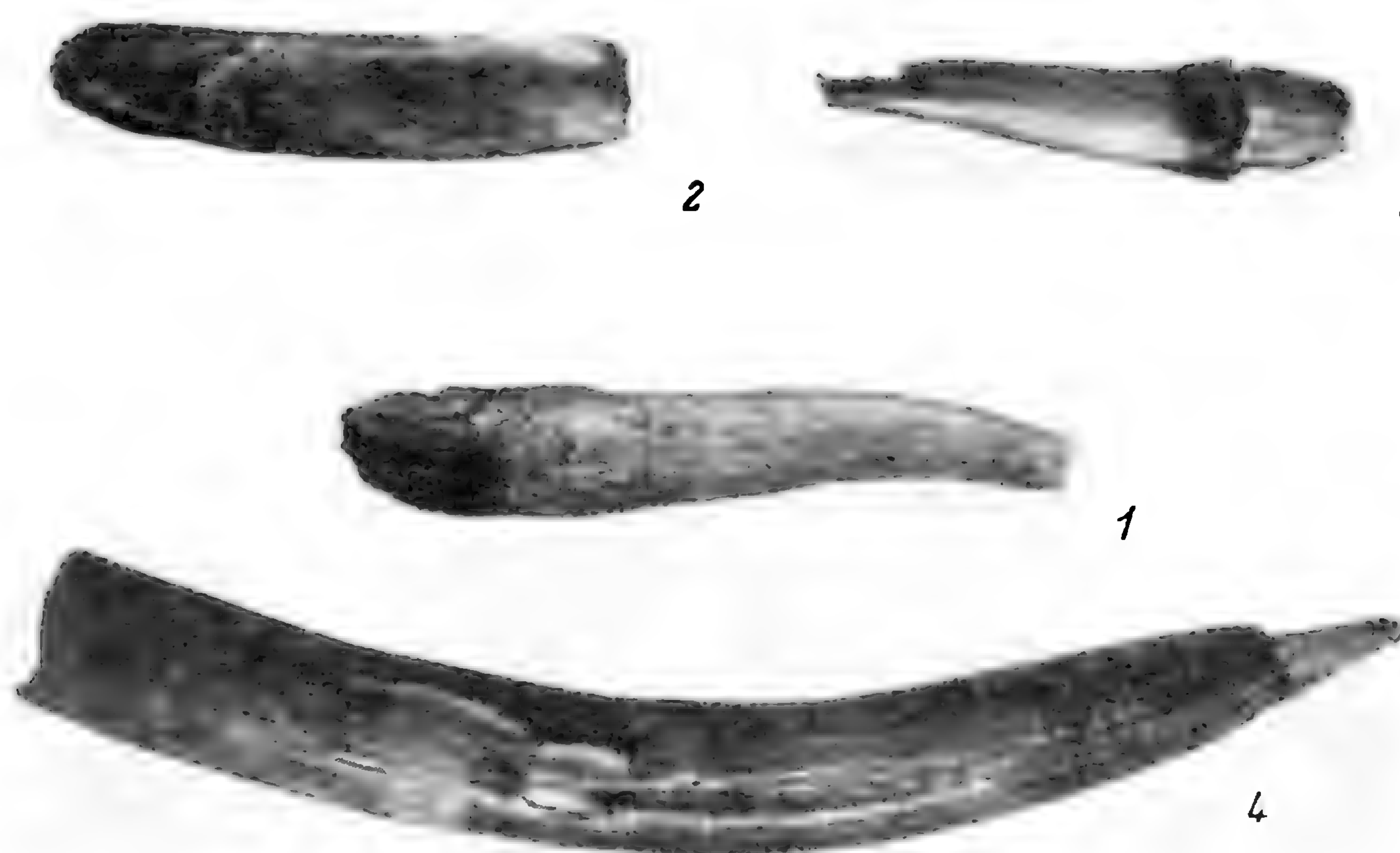
Archidiskodon trogontherii (Pohlig)

5 — M^3 Зюссенборн (ГДР). ЗИН № 31098. 6 — M_3 Зюссенборн (ГДР). ЗИН № 31099.

Mammuthus primigenius (Blum.).

7 — M^3 р. Мамонтовая, Таймырский полуостров. ЗИН № 27101.

К стр. 13





5

Таблица III

Молочные и постоянные бивни слонов филогенетической линии Archidiskodon — Mammuthus.

Archidiskodon meridionalis (Nesti).

1 — Молочный бивень. Цимбал (Краснодарский край). ЗИН № 25094.

Mammuthus primigenius (Blum.).

2 — Молочный бивень Id^2 Верхнепалеолитическая стоянка Елисеевичи (Брянская область). ЗИН № 31062. 3 — Молочный бивень Id^2 Ляховский остров. ЗИН № 31063. 4 — Постоянный бивень I^2 молодого индивида. Полуостров Быковский в дельте р. Лены. ЗИН № 31014. 5 — Череп взрослого индивида с постоянными бивнями I^2 р. Мамонтовая. Таймырский полуостров. ЗИН № 27101.

К стр. 12.

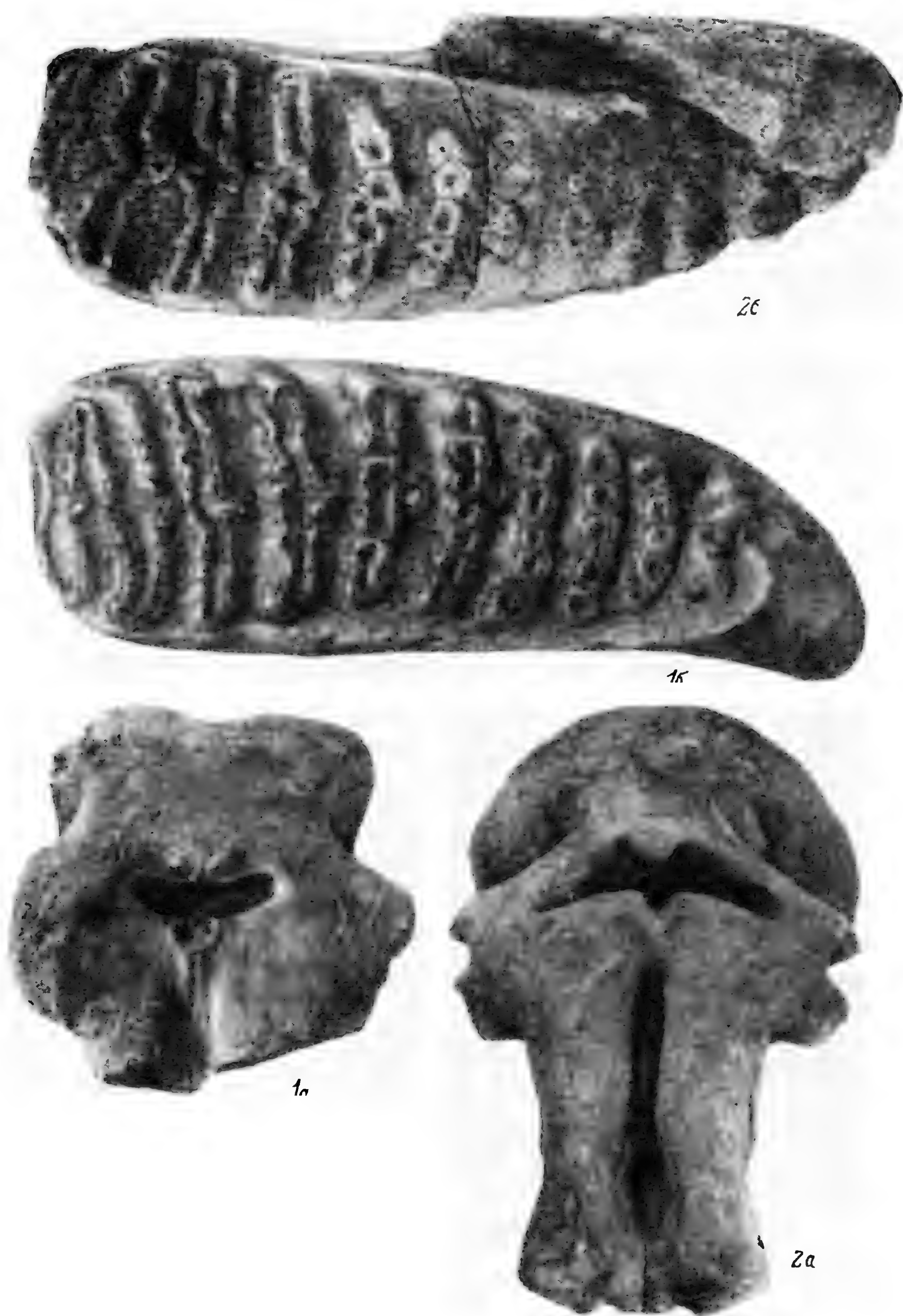


Таблица IV

Явление гомеоморфности в строении зубов слонов.

Protelephas planiifrons (Falc). Сиваликские холмы (С. Индия).

1 — а. Череп. Британский музей, № М — 3060. 1 — б. M_3 Британский музей (по Falconer et Cautley, 1846—1849).

Archidiskodon gromovi Garutt et Alexeeva.

2 — а. Череп Ливенцовский карьер (Ростов-на-Дону) Ростовский музей, Л-113. 2 — б. M_3 станица Морская (Ростовская область). ЗИН № 29970.



Таблица V
Явление параллелизма в строении зубов слонов.

Phanagoroloxodon mammontoides Garutt.

1 — а. Череп р. Псекупс, станица Саратовская (Краснодарский край). ЗИН № 31066.
1 — б. M^2 (принадлежит черепу ЗИН № 31066). Жевательная поверхность слегка повреждена.

Archiskodon meridionalis (Nesti)

2 — а. Череп. Георгиевский карьер (Ставропольский край). ЗИН № 31065. 2 — б. M^2 Карьер Синяя балка (Краснодарский край). Краснодарский музей, № 308.

К стр. 32



Таблица VI
Явление параллелизма в строении зубов слона.

Phanogoroloxodon sp.

1 — а. Череп, р. Emscher, Гельсенкирхен (ФРГ). Геолого-палеонтологический музей Университета Мюнстер (Вестфалия). 1 — б. Верхние M2 и M3 (принадлежат тому же черепу). Фотография с гипсового слепка.

Archidiskodon trogontherii Wüsti (M. Pavlov).

2 — а. Череп. Кагальницкий карьер, г. Азов (Ростовская область). Азовский музей. 2 — б. Верхние M2 и M3 (принадлежат тому же черепу).



Рис. 3. Копыта левой передней ноги $2^1/_2$ — 3 летней самки, около $^2/_3$ нат. вел., Bison priscus occidentalis (Lucus). Берег ручья Струйка, бассейн р. Эльги, левого притока р. Индигирки. Найдена Ю. Н. Поповым. Коллекция Зоологического Инст. Ак. Наук СССР.

1 — вид с передней стороны, 2 — вид с подошвенной сторон

К статье Ю. А. Коробко «Морфологическое изучение половой системы ископаемого бизона с реки Индигирки». Стр. 60.

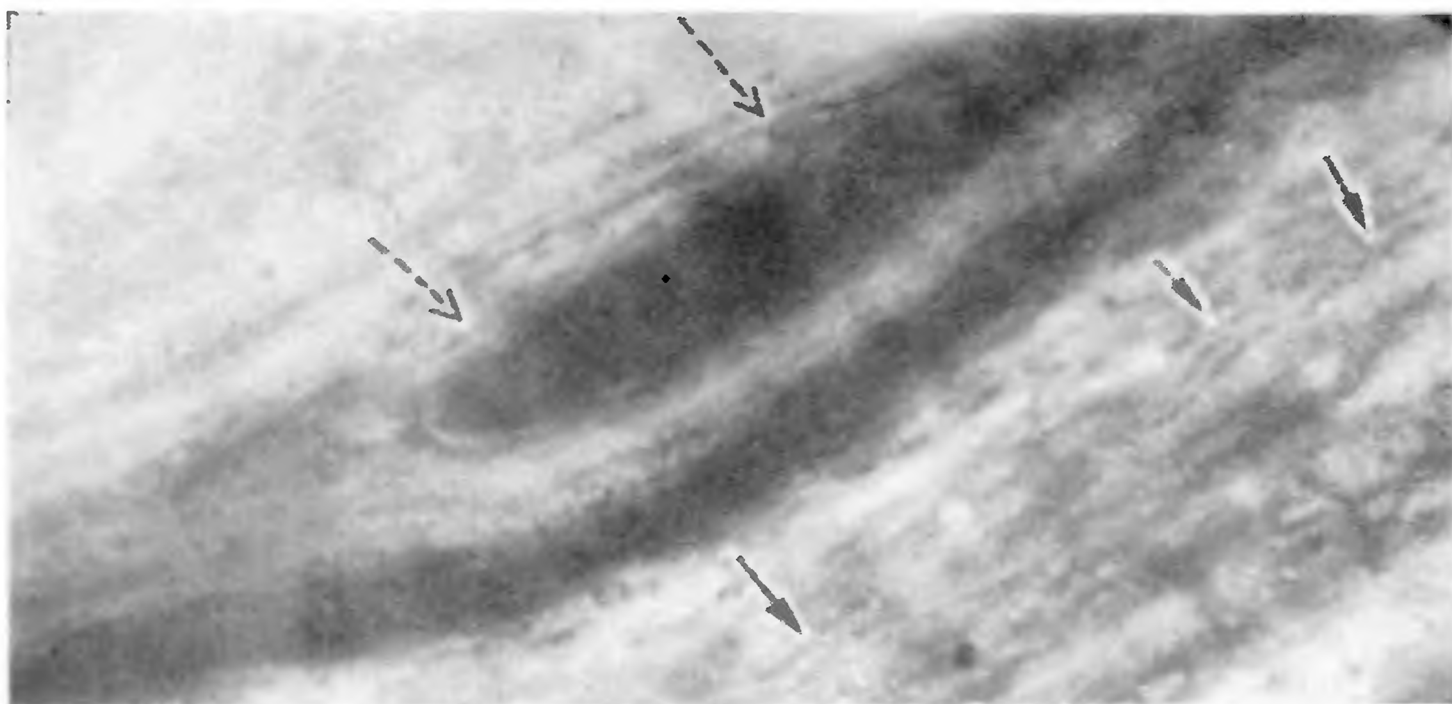


Рис. 1. Соединительная ткань стенки тела яйцевода матки ископаемого бизона Аморфное строение, отчетливо видны границы между отдельными крупными пучками. Негативно виден сосуд (пунктирная стрелка). Увеличение 600 ˣ.

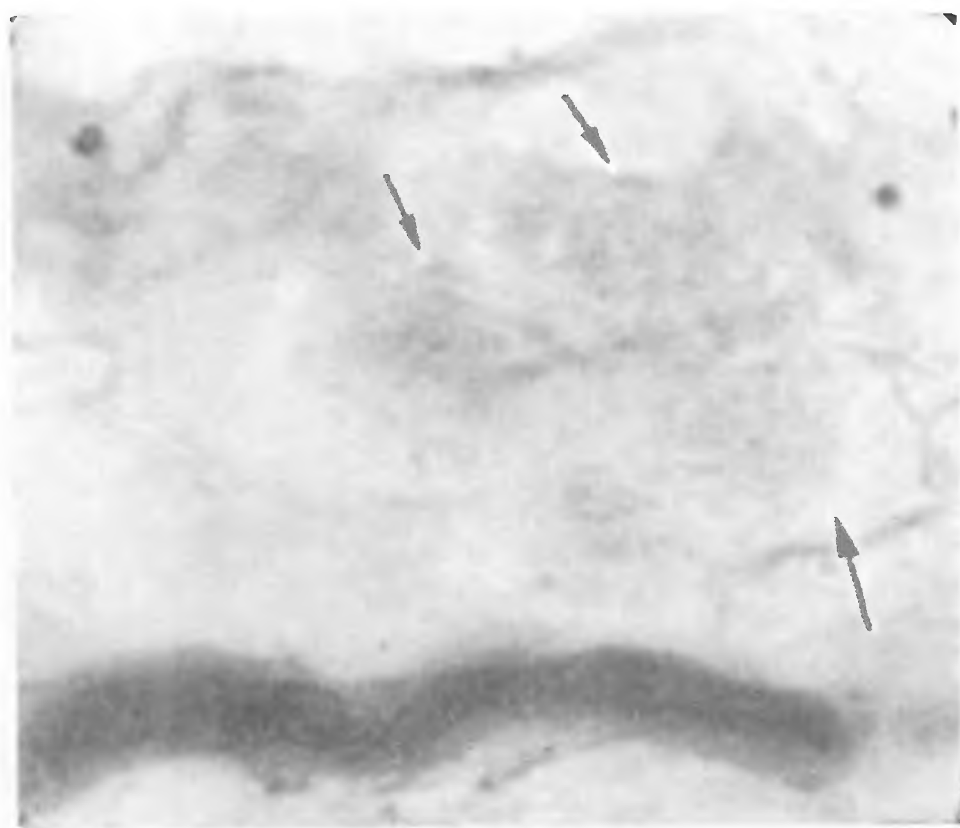


Рис. 2. Жировая ткань стенки матки ископаемого бизона. Сильное уплотнение и перестройка жировых масс приводит к тому, что они не выявляются обычными органическими растворителями при проводке и окраске кусочков. (Показано стрелкой). Увеличение 600 ˣ.

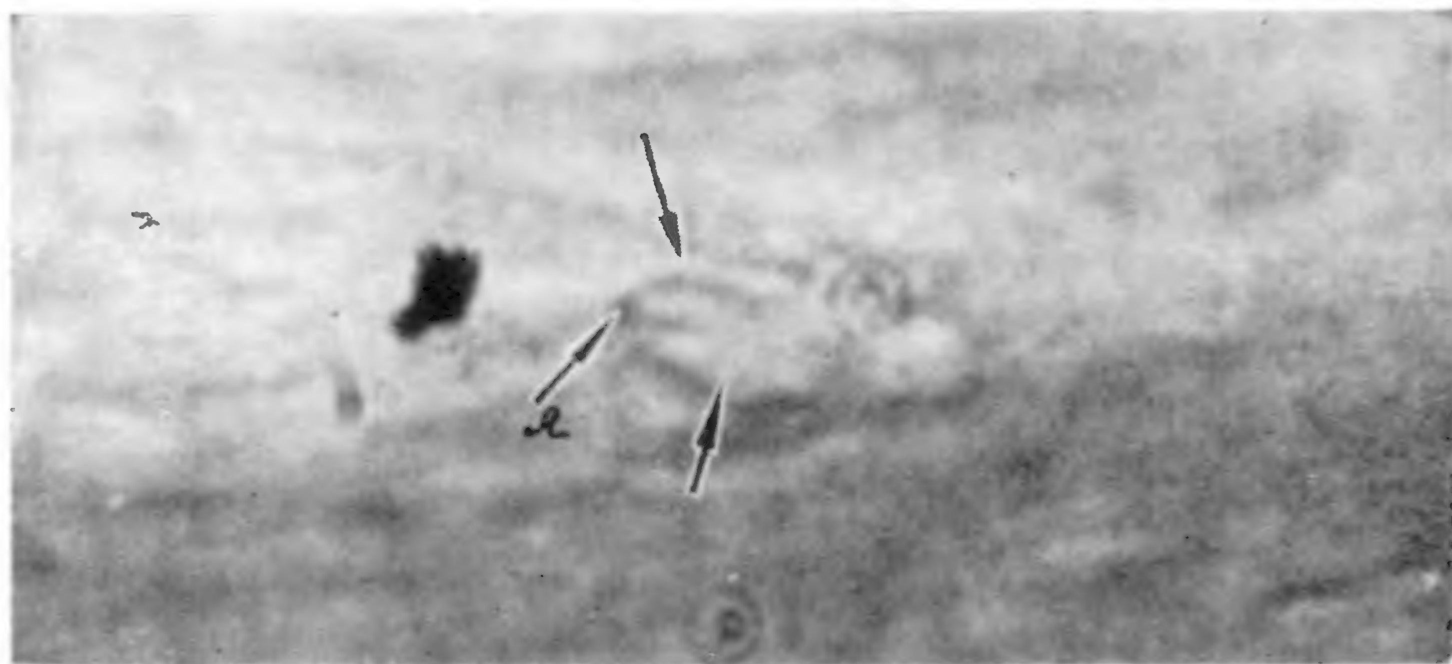


Рис. 3. «Ядерноподобная» структура в слое гладкомышечных клеток в стенке матки ископаемого бизона. Отчетливо виден светлый дворик (показано стрелкой), хорошо видна белковая оболочка (показано стрелкой) с глыбами пристеночно лежащего хроматина и пристеночнолежащее ядрышко (стрелка с буквой «я»). Серебрение по Грос-Бильшовскому. Увеличение 900 ˣ.



Рис. 4. «Ядерноподобные» структуры в слое гладкомышечных клеток в стенке матки ископаемого бизона. «Ядра» с мелкодисперсным хроматином, видно сморщивание и сжатие «ядер». Ядрышко показано стрелкой с буквой «я». Серебрение по Грос-Бильшовскому. Увеличение 900 ˣ.

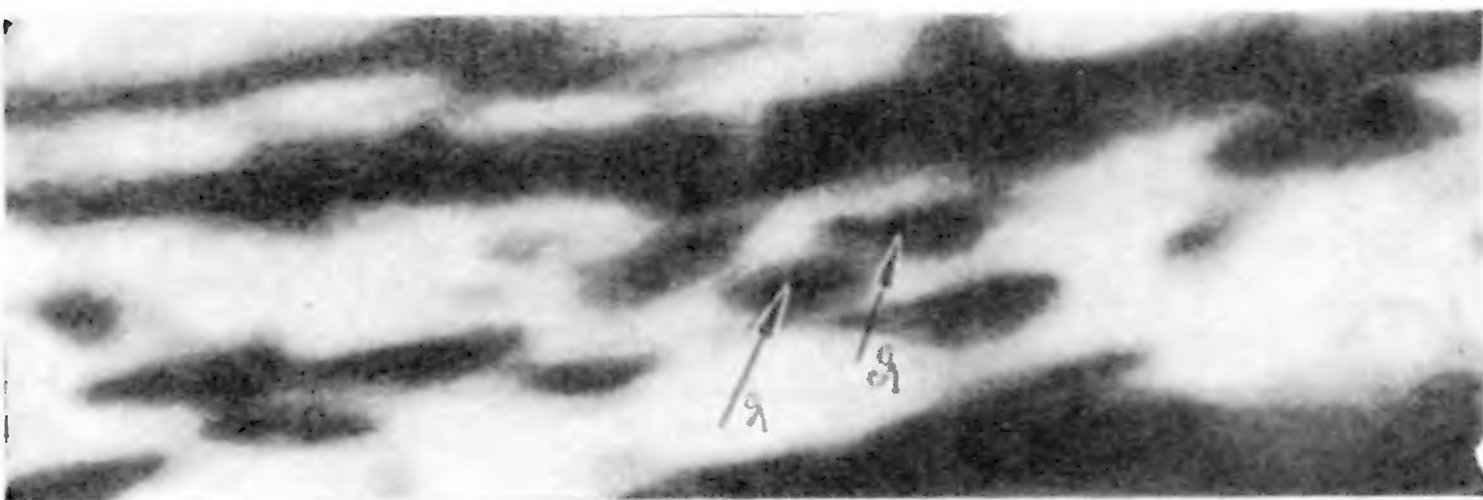


Рис. 5. Негативные «ядерноподобные» структуры в слое гладкомышечных клеток в стенке матки ископаемого бизона. Довольно хорошо видны ядрышки (указаны стрелками с буквой «я»). Окраска гематоксилином Караччи+эозин. Увеличение 900 ˣ.

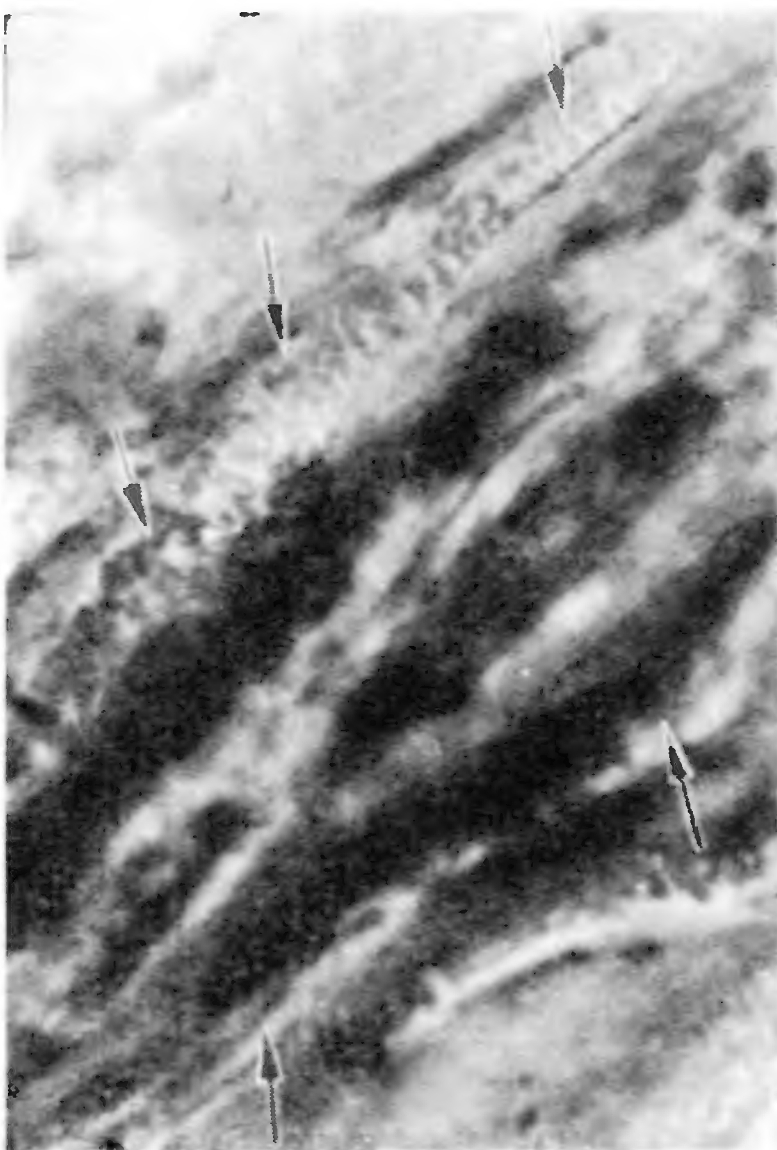




Рис. 6. Слизистая ткань стенки матки и яйцевода ископаемого бизона. Образования, которые, по-видимому, можно отнести к сосудам, показаны стрелками. Окраска гематоксилином Караччи + эозином. Увеличение 600 ˣ.

Рис. 7 Хуже сохранившаяся слизистая ткань в остатках яичника самки ископаемого бизона. Окраска гематоксилином Караччи+эозином. Увеличение 600 ˣ

К статье Р. П. Женевской «Гистологическое изучение мышц туловища Шандринского мамонта и ископаемого бизона с реки Индигирки». Стр. 63.



Рис. 1. Мышца туловища ископаемого бизона. Формалин. Импрегнация по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Об. 40, ок. 15.

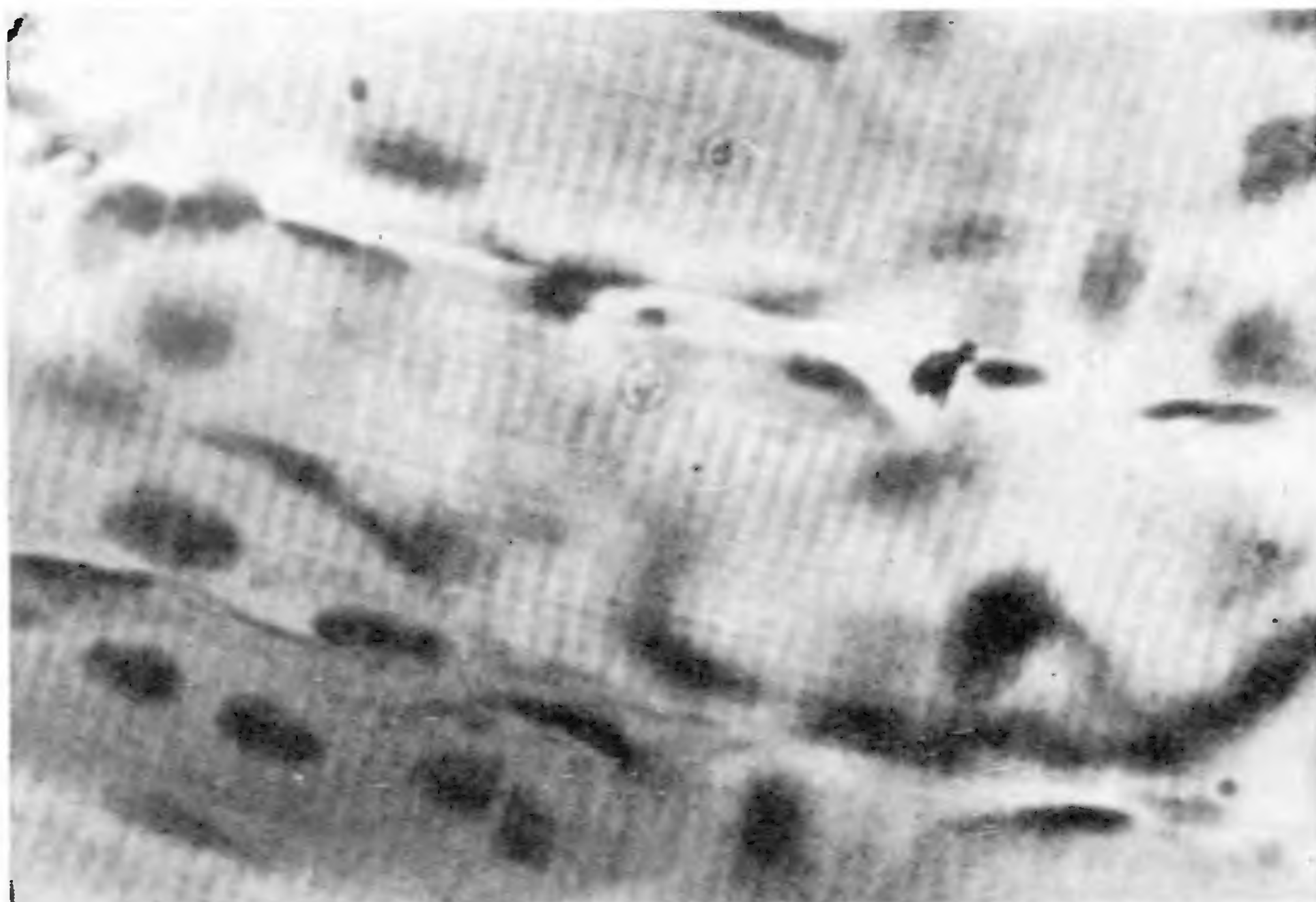


Рис. 2. Икроножная мышца белой крысы. Формалин. Импрегнация по Бильшовскому-Грос-Лаврентьеву. Об. 40, ок. 15.



Рис. 3. Поперечный срез мышцы ископаемого бизона. Формалин. Азокармин по Гайденгайну. Об. 20, ок. 15.

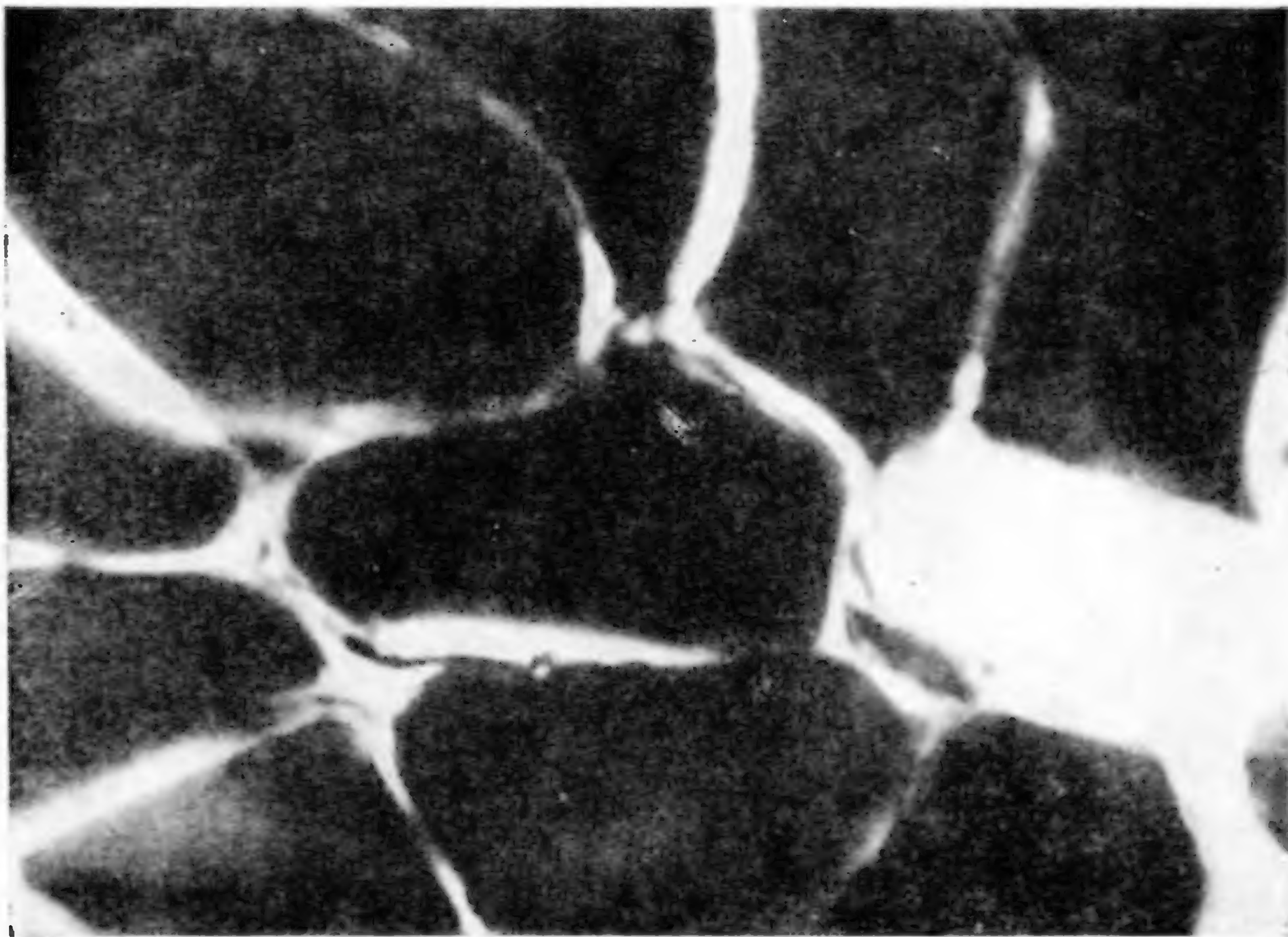


Рис. 4. Поперечный срез мышцы Беловежского зубра. Формалин. Гематоксилин Эрлиха. Об. 20, ок. 15.